

IMPERIAL INSTITUTE

OF

AGRICULTURAL RESEARCH, PUSA.

HEREDITAS

HEREDITAS

GENETISKT ARKIV

UTGIVET AV MENDELSKA SÄLLSKAPET I LUND

Redaktor: ROBERT LARSSON



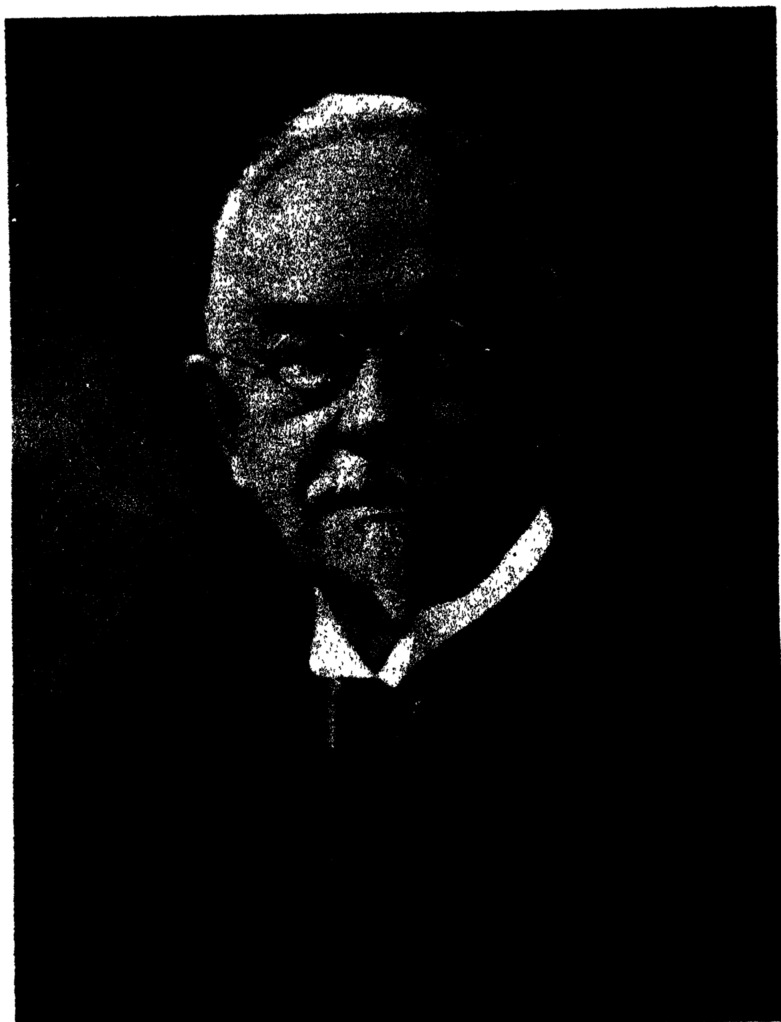


BAND IX 1927

LUND 1927, BERLINGSKA BOKTRYCKERIET

INNEHÅLL.

Band IX utgivet den 3 februari 1927.



W. Johannsen

EXCEPTIONAL CLASSES OF INDIVIDUALS IN AN EXPERIMENT INVOLVING THE BAR LOCUS OF DROSOPHILA

BY *T. H. MORGAN*
COLUMBIA UNIVERSITY

IT is often possible with the *Drosophila* mutant stocks to find an explanation of rare or exceptional genetic events because the localization of the genes in all the chromosomes has been so completely established that an analysis of exceptional cases can be made, whereas in other animals or plants whose chromosomes have not as yet been »marked» the occurrence of such aberrant results has to be left on the dump-heap of unexplained cases. Of course, even with the *Drosophila* material, exceptional cases still arise for which no consistent explanation can at present be offered, but the number of such cases is becoming reduced with each advance in our knowledge of probable accidents to the chromosomal machinery of genetics. In an extensive experiment involving the classification of 107,420 flies there appeared scattering cases that did not conform to the usual expectation, but since the chromosomes involved were »marked» by three well-spaced genes an explanation can be offered of several of these exceptions. An account of these cases may be helpful in interpreting other exceptions where the conditions are less favorable for finding an explanation.

The experiment was originally planned in order to study the mutation process that takes place when the dominant mutant character Bar eyes »reverts» to normal. The »mutation» of Bar to normal seemed of sufficient frequency to make it possible to test directly the hypothesis that when mutation occurs it takes place in only one member of a pair of genes; i. e., in one chromosome and not in its partner. This view is so important for the mutation theory that its direct proof, if possible, seemed highly desirable. The following experiment was carried out, therefore, to furnish such evidence for the Bar gene, but the purpose of the experiment was, in a sense, defeated as soon as evidence brought to light the unique feature of reversion of Bar to normal, namely, that it is due to a process of asymmetrical crossing-over at the Bar locus.

This interpretation leads, in fact, to the conclusion that in Bar reversion two types of chromosomes result, one with two Bar genes, the other with none. In a sense the experiment undertaken to test whether mutation occurs in one gene at a time led, in this particular case of Bar reversion, to the paradoxical conclusion that mutation occurs here in two chromosomes simultaneously giving in each a different result. It turned out that the mutation process that occurs when Bar reverts is an exceptional process of mutation, and the material is not one, as had been at first hoped, to elucidate the process of ordinary mutational changes; for, other evidence indicates that asymmetrical crossing-over can not be used as an explanation of mutation in general.

To test the problem of Bar reversion, a high non-disjunctional strain

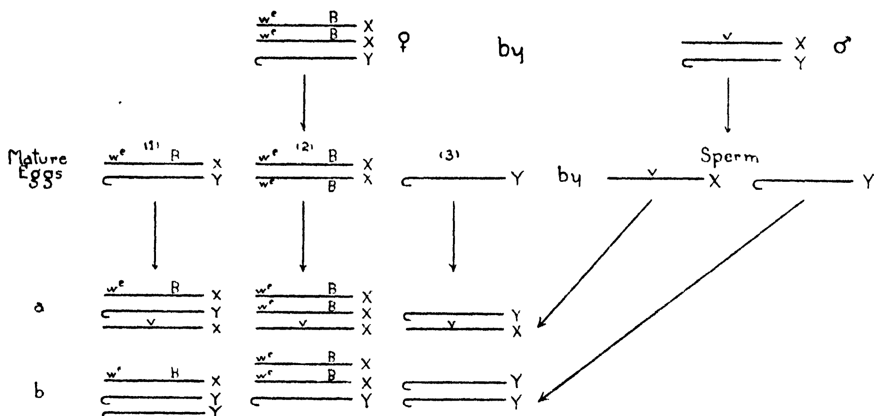


Fig. 1.

was used in which the two *X*-chromosomes of the female carried genes that »marked» them. She had also a *Y*-chromosome. This high non-disjunctional stock had been found by BRIDGES (1916) who has reported on some of its chief features, but has still much unpublished information concerning it. BONNIER (1923) also later published results obtained from this stock. Certain information, some of it new, contributed by BRIDGES, is to be found in a paper in Bibliographia Genetica, Vol. II entitled »The Genetics of *Drosophila*» by MORGAN, BRIDGES, and STURTEVANT (1925).

An eosin Bar female of the high non-disjunctional strain was crossed to a vermilion male (Fig. 1). The eosin Bar female had in addition to the two *X*-chromosomes, each carrying eosin (w^e) and Bar (B), a *Y*-chromosome. Four kinds of eggs are produced by such a female

TABLE 1. *Eosin Bar ♀ by vermilion ♂.*

Gen.	het. B ♀	w^eB ♂	w^eB ♀	v ♂	red ♀	red B ♂	red B ♀	w^e ♂	Gyn.	XXY ♀	Mutant	vB ♀	red ♂	w^ehet. B ♀
1	777	526	195	182	1	—	—	—	—		1 w^eB ♀ truncate	—		—
2	5222	5429	684	794			4	2	2	21		—		—
3	8173	6503	680	663	1	—	3	1	2	7		—	—	
4	2983	2375	386	410	3	—	—	—	1	1	—	—	—	
5	—	—	—		—	—	—	—	—				—	—
6	1186	1020	162	184	—	—	—		1	1			—	—
7	1944	1607	302	362	—	—	—	—	1		—	—	—	—
8	1632	1300	416	450	—			—	—			—		
9	1369	1107	385	437	1	—	1		—	—	1 v ♂ spread	—	—	—
10	635	590	287	285	1	—		—	3			—	—	—
11	806	674	250	250	—		1	—	1	—	—	—	—	—
12	756	722	271	271	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—
13	1422	1278	513	466	56	—		—	1			—	—	—
14	540	506	282	231	—		—	—	1	—	het. B ♀ balloon		—	—
15	873	957	386	343	1	—	—	—	1	—			—	
16	1033	926	411	408	1	—	—	—	—			—	—	—
17	223	227	89	58	—	—	—	—	—			1		—
18	318	307	141	140	—	—	—		1	—	—	—	—	—
19	161	134	46	59	—	—	—	—	—		—	—	—	—
20	174	189	107	98	1	—	—	—	—		—	—	—	—
21	531	556	125	128	—	—	—		—	—	—	—	—	—
22	176	460	246	208	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
23	1133	1051	564	523	1	—	—	—	2	—	—		—	—
24	1255	1099	693	627	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—
25	751	659	381	355	—	—	—	—	—	—		—	—	—
26	661	547	321	347	—	—		—	1	—	—	—	—	—
27	413	384	158	116	—	—	—	—	—				—	—
28	776	756	406	314	—	—	1	—	1	—	w^eB rud. ♂ 1	—	—	1
29	690	675	277	223	1	—	—	—	—	—				—
30	798	777	419	413		—	—			—		—	—	—
31	865	763	443	388	—	—	—	—	—		—		—	—
32	904	763	119	81	1	—		—	—	—	—	—	—	—
33	213	212	84	90		—			—		—	—	1	—
34	215	228	125	96					2	—				—
35	657	640	270	276	1		—	—	2	—	v ♂ rud. 1	—	—	—
36	539	508	308	308	1		—	1	—		—			—
37	905	838	454	417	—	—	—		—	—	—	—	—	—
38	597	512	263	249	—	—	—	—	—		w^eB fused ♂ 1	—	—	—
39	827	752	374	332	1	1	—	—	1	—		—	—	—
40	483	438	221	214	—	—		—	—	—		—	—	—
41	67	86	21	31	—	—	—	—	—	—	v rud. ♂ 1	—	—	—
—	44,082	39,112	12,255	11,827	72	1	11	6	25	30	7	1	1	1

after extrusion of the polar bodies, viz., (1), one kind of egg has one eosin Bar *X*- and a *Y*-chromosome; (2), a second kind has two eosin Bar chromosomes; (3), a third kind has only the *Y*-chromosome, and a fourth, without a *Y*, is like (1).

The first kind of egg, (1), if fertilized by the vermilion-bearing *X*-sperm of the male (Fig. 1) gives (a) heterozygous Bar (red-eyed) females; and if fertilized by the *Y*-sperm gives (b) eosin Bar (*X*) males with two *Y*-chromosomes.

The second kind of egg, (2), if fertilized by the vermilion-bearing *X*-sperm produces (a) *XXX*-females that usually die, and if fertilized by the *Y*-sperm gives (b) eosin Bar females with a *Y*.

The third kind of egg, (3), if fertilized by *X*-sperm gives (a) vermilion males, and if fertilized by *Y*-sperm gives *YY* males that die.

The fourth kind of egg gives the same phænotype as (1).

The eosin Bar daughters, if bred to their vermilion-eyed brothers, can be used to continue the experiment. In this way the 41 generations of Table 1 were obtained. The eosin Bar daughters are spoken of as the non-disjunctional daughters, and the vermilion sons as non-disjunctional sons. The other two classes of non-disjunctional individuals do not survive. Heterozygous Bar daughters and eosin Bar sons are also expected in each generation. It is interesting in this connection to observe that, except in the first cultures, none of the *XXX*-females survived, although at times and under certain conditions three *X* females may come through in considerable numbers.

On the basis of the total number there are 12,255 non-disjunctional eosin Bar females and 11,827 non-disjunctional vermilion males as contrasted with 44,082 ordinary females and 39,112 ordinary males. There may be said to be 22 % of non-disjunction in this strain.

EXCEPTIONAL CLASSES.

In addition to these four main classes of individuals there were ten other kinds of individuals that appeared sporadically. These are given in the columns to the right in Table 1. Each kind may be considered in turn.

Red females. Those that arose sporadically can be accounted for by crossing-over at the Bar locus, i. e., when reversion occurs, a *BB* chromosome (double Bar) and a not-Bar chromosome result, the latter still carrying a gene for eosin (Fig. 2).

If the w^eBB chromosome is thrown out in the polar body, the egg

is left with the w^e chromosome. Such an egg, fertilized by a vermilion-bearing X-sperm, gives a wild type female (heterozygous for eosin and for vermilion).

In one case, viz. No 13, there appeared 56 red females that can not,

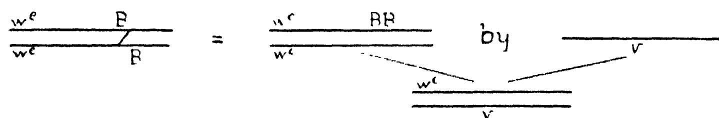


Fig. 2.

on account of their number, be explained as above. Moreover all came from one bottle. The other bottles of this generation did not give red females. This exceptional culture gave: —

het. B ♀	w^e B ♂	w^e B ♀	v ♂	N ♀
55	52	46	42	56

About 28 of these wild type females were tested with four sex-linked stocks as follows:

When crossed to small-eye males [1] three cultures gave: —

N ♀	v ♂	w^e ♂	w^e v ♂	N ♂	XXY ♀	small-eye ♂
126	30	9	3	14	4	0
97	30	9	6	0	1	8
164	60	9	5	0	0	0
387	120	27	14	14	5	8

Eight females crossed to fused, another sex-linked character 2.5 units to the right of Bar gave: —

normal ♀	vermilion ♂	eosin ♂	eosin verm. ♂	normal ♂	fused ♂
15	7	1	2		
62	23	4	4		
101	27	8	5		
46	11	4	2		
103	30	11	4	1	19
114	25	9	4	1	
17	5	0	1		
104	38	9	12	3	
562	166	46	34	5	19

Two females crossed to apricot vermilion forked males gave:

[1] Small-eye is a mutant character located in the X-chromosome at 58.5 (i. e. 1.5 units to the right of Bar at 57).

N ♀	v ♀	w^e ♀	$w^e v$ ♀	v ♂	w^e ♂	$w^e v$ ♂	N ♂	$w^e v f$ ♂	XXX ♀
27	63	42	11	54	19	13	2	16	1

Fifteen females crossed to forked males gave:

N ♀	v ♂	w^e ♂	$w^e v$ ♂	N ♂	f ♂	XXX ♀	*Gyn.*
1202	403	98	84	8	93	2	1

In these four crosses there were some sons like the father as to sex-linked characters. These are non-disjunctional males arising from a no-*X* egg (carrying *Y*), fertilized by the *X*-bearing sperm of the father.

w^e / v Wild type ♀ (56) and w^e B / v het Bar ♀ (55)

Fig. 3.

Excluding the non-disjunctional flies (both male and female classes) one of the most significant features of the original culture, (as well as of those derived from it in the above crosses) is the presence of a 2 to 1 sex-ratio.

In the original culture (the one that gave the 56 aberrant wild type, *N* females), there were (excluding the high non-disjunctional classes, viz. eosin Bar ♀ 46 and vermilion ♂ 42) 111 females (viz. Het. Bar 55 and wild type 56) and 52 males (viz. eosin Bar 52). This result must be interpreted to mean that a lethal gene had appeared in one of the *X*-chromosomes. In consequence only half of the eosin Bar males were

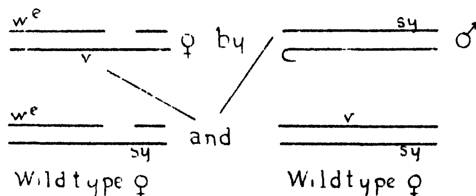


Fig. 4.

present. It follows that the lethal involved the loss of the Bar gene (and also probably the loss of other neighboring genes). The next figure (Fig. 3, to the left) shows how this might come about. The region about Bar where the deficiency occurred is indicated by a dotted section near one end of the *X*-chromosome.

The 56 wild type daughters that arose from this female gave the results expected from this interpretation, namely, two kinds of regular females (Fig. 3).

When the former (i. e. wild type daughters) were bred to small-eye they gave two kinds of daughters, both wild type in appearance

(Fig. 4), and vermilion sons (non-cross-overs), and a few $w^e v$ sons (1st level cross-overs), and some w^e sons (2nd level cross-overs), and double cross-over sons that were wild type (Fig. 5). The last class is expected to be small and is small in all cultures (see below), except the first one in which small-eye males were also expected. There can however be no doubt that most of the 14 males classified in the first count as normal (N) are small-eye flies which are known to fluctuate towards the normal or even to overlap it. That this is the correct interpretation is shown by the small number of these double cross-over normal males in all the other matings.

The test, then, of the 56 females justified the hypothesis that a deficiency occurred at the Bar locus in the original female. The deficient chromosome was transmitted to and through her daughters. This interpretation gives a consistent explanation of the results in the later generations.

When, from culture 13 a (that gave the 56 wild type females) some

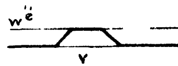


Fig. 5.

of the eosin Bar females were mated to vermilion males, the following results were obtained:

gen.	het. B ♀	w^e B ♂	w^e B ♀	v ♂	N ♀	w^e ♂
14 a	134	138	149	161	147	1
15 a	82	79	101	81	84	1
16 a	68	73	107	83	67	
17 a	16	6	13	15	10	

The result shows that the tested eosin Bar females were not of the same constitution as the other eosin Bar females of the general experiment. In other words: one X was eosin Bar, the other X had a deficiency for Bar. This is in line with the deficiency for Bar previously found by BRIDGES (1917).

The main experiment was continued, not from these cultures that gave wild type females, but from some of the sister cultures of 13 a.

Red Bar Male. One wild type (red-eyed) Bar male was recorded. This may, possibly, have been a male type of intersex, or a gynandromorph.

Red Bar Females. There were 11 red-eyed Bar females. These contained an eosin Bar Bar chromosome (Fig. 6), that is the cross-over

reciprocal to the eosin not-Bar chromosome that gave the red females already described.

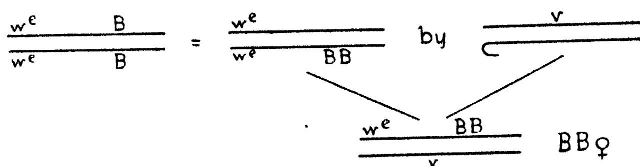


Fig. 6.

Eosin Males. The eosin males come from the other chromosome (see last case), and represent the eosin not-Bar egg (after the Bar gene had crossed over) fertilized by a *Y*-sperm.

Vermilion Bar Female. This one female can not be accounted for by any known irregularity in maturation. It may be a mosaic of unusual pattern, or a mutation to vermilion, or deficiency for vermilion (BRIDGES 1919).

Red Male. This single male can also not be accounted for unless by mutation of vermilion to red, or by contamination.

Eosin Heterozygous Bar Female. This single female can be explained as having arisen from an egg with two maternal *X*'s, bearing eosin, but only one Bar gene, fertilized by a *Y*-sperm. The two *X*-chromosomes of the egg can be accounted for by primary non-disjunction as follows: Crossing-over at the Bar locus took place at the four-strand stage between two Bar strands giving one strand *BB*, one not-*B*, and one not-cross-over *B*, another not cross-over *B*. The two of the four chromosomes that were left in the egg were one with *B* and one with no Bar. This eosin heterozygous Bar female was bred to a vermilion brother and gave:

het. *B* ♀	w^e *B* ♂	w^e *B* ♀	*v* ♂	w^e het. *B* ♀	*N* ♀	w^e ♂	*B* ♂
45	57	2	50	56	54	57	1

The sons were of three kinds in approximately equal numbers. The result shows that the classification of the mother was correct.

From the last set 8 pairs of eosin heterozygous Bar females by their vermilion brothers were made up and gave the following total:

het. *B* ♀	w^e *B* ♂	w^e het. *B* ♀	*v* ♂	*N* ♀	w^e ♂	*Gyn.*
225	216	234	235	221	222	1

Again 9 pairs of eosin heterozygous Bar females (small) were mated to vermilion brothers and gave the following totals [1]: —

[1] The experiment beginning with the 32nd generation was continued from a w^eB ♀ (by *v* ♂) obtained by mating an eosin heterozygous Bar ♀ to an eosin Bar brother.

het. *B* ♀	*w^e B* ♂	*w^e* het. *B* ♀	*v* ♂	*N* ♀	*w^e* ♂	*Gyn.*	»*spread*» ♀
259	224	267	233	253	228	1	5

SUMMARY.

In all there were 37 individuals that did not conform to ordinary genetic results, and in addition one further case of 56 individuals whose occurrence was due, as suitable tests showed, to a »deficiency» in the *X*-chromosome. Of the 37 individuals all but three can be accounted for on the known behavior of changes taking place at the Bar locus. With one exception they would have been equally accountable had this peculiarity of Bar not been known; for, a direct »reversion» of the Bar gene (without crossing-over) in one chromosome would have supplied the same explanation. Of the three cases, one of each kind, for which no explanation is offered, one or more may be peculiar mosaics, but it is not worth while to attempt to explain them in this way, since rather unusual assumptions would have to be made. The absence of three-*X* females except at the beginning of the experiment is noticeable. STURTEVANT has found that these individuals rapidly disappear from closely inbred stock, but reappear on outcrossing. Their viability is so low that the additional strength supplied by heterosis is needed to carry some of them past the critical point.

Seven mutants appeared, all of them known types. Rudimentary appeared in the 29th, 35th and 41st generation as single males. These must have been due to independent mutation: for, if any mother had carried the gene in heterozygous condition half of her sons would have been rudimentary and no such large numbers occurred. The 25 gynandromorphs that are recorded will be classified and analyzed by L. V. MORGAN.

LITERATURE CITED.

1. BONNIER, G. 1923. Studies on high and low non-disjunction in *Drosophila melanogaster*. Hereditas IV 81–110.
2. BRIDGES, C. B. 1916. Non-disjunction as proof of the chromosome theory of heredity. Genetics 1: 1—52, 107–163.
3. — 1917. Deficiency. Genetics 2: 445—465.
4. — 1919. Vermilion deficiency. Journ. Gen. Physiol. 1.
5. MORGAN, T. H., BRIDGES, C. B., and STURTEVANT, A. H. 1925 The genetics of *Drosophila*. Bibliographia Genetica, Vol. II.

GENETISCHE STUDIEN ÜBER DIE SAMENFARBE BEI LINUM USITATISSIMUM

VON *TINE TAMMES*
GRONINGEN

IN den ältesten Kräuterbüchern und in den späteren systematischen Werken wird über die Farbe des Samens von *Linum usitatissimum* bloss angegeben, dass dieselbe braun ist. Nur DODONÆUS (1618, Kap. »Tam Vlas-cruyt«) erwähnt dabei den rötlichen Ton. Man darf also wohl annehmen, dass früher im allgemeinen nur der braune Leinsamen bekannt war. In späterer Zeit hat man auch Flachs mit hellgefärbtem Samen kennen gelernt und DE VRIES (1901, S. 470) hat nachgewiesen, dass derselbe konstant ist. Bis jetzt habe ich in meinen Publikationen über den Genotypus von *Linum usitatissimum* nur den braunen Samen und zwei verschiedene hellgefärbte Samentypen, nämlich einen graugrünen und einen hellgelben erwähnt (TAMMES 1922, S. 19).

Bei meinen Untersuchungen hat es sich aber ergeben, dass die Anzahl der Typen, welche sich in der Samenfarbe voneinander unterscheiden, nicht auf drei beschränkt ist, sondern dass eine sehr grosse Anzahl solcher Typen besteht. Bei den meisten derselben wird die Farbe des Samens nur durch die Samenhaut verursacht, bei den hellgefärbten aber ist die Samenhaut so durchsichtig, dass die Farbe der Kotyledonen die Farbe des Samens ganz oder teilweise bestimmt. Die sehr hell gefärbten Samen besitzen sogar eine vollkommen farblose, durchsichtige Samenhaut. Die Farbe der Kotyledonen variiert bei den verschiedenen Typen zwischen sehr hellgelb, fast weiss und dunkelgelb, während einige Typen Kotyledonen von zitronengelber Farbe besitzen.

Die Bestimmung vom Ton und von der Intensität der Farbe ist nicht immer leicht, weil verschiedene Umstände Einfluss darauf ausüben, wie z. B. die Witterungsverhältnisse. Da nicht alle Typen dafür gleich empfindlich sind, ist es für das Feststellen geringer genotypischer Unterschiede notwendig, über Samen von einigen Jahren zu verfügen. Ferner ist die Farbe in hohem Maasse von dem Grade der Reife abhängig. Beim Reifen geht die ursprünglich weisse Farbe allmählich in die definitive über, dabei fängt die Veränderung am schmalen Ende

des Samens an. In Bezug auf diese Änderung verhalten sich die verschiedenen Typen aber nicht gleich. Bei vielen braunsamigen Formen, wie beim blau- und weissblühenden Faserflachs der Praxis und beim gross-samigen Ölflachs, erhalten Samen, welche noch ganz weiss aus der Frucht genommen werden, dennoch nach kurzer Zeit ihre normale Farbe. Das erklärt die uniforme Farbe der Handelssamen bei diesen Typen. Bei anderen Typen dagegen bleibt der unreif geerntete Samen heller gefärbt, bisweilen sogar mehrfarbig, weil die Spitze dunkler ist als der breite Teil. Ausser dieser Buntheit besteht eine genotypisch bedingte Buntheit, die auch bei vollständig reifen Samen vorkommt.

Obgleich mein genetisches Studium der in der Tat sehr grossen Anzahl von Farbentypen noch nicht abgeschlossen ist, will ich schon jetzt etwas von den erhaltenen Resultaten mitteilen.

Die verschieden gefärbten Samentypen sind in drei Gruppen zusammenzufassen.

Die erste Gruppe umfasst die Typen mit braunen Samen. Schon im Jahre 1866 erwähnt ALEFELD (1866, S. 102) in seiner Beschreibung verschiedener Varietäten von *Linum usitatissimum*, dass die Farbe des Samens anders sein kann als die von ihm als normal braun angedeutete, nämlich etwas heller und auch wohl gelblicher. Weiter haben GABRIELLE HOWARD und ABDUR RAHMAN KHAN (1924) wahrgenommen, dass bei dem indischen Ölflachs Samen von verschiedener Intensität der braunen Farbe vorkommen, was nach diesen Forschern darauf hinweist, dass an dem Auftreten der dunkelsten braunen Samenfarbe mehrere Faktoren beteiligt sind. Ich selbst habe im Laufe der letzten zwanzig Jahre eine sehr grosse Anzahl verschiedener Flachstypen kennen gelernt, sowohl Typen von Faser- und von Ölflachs, als auch solche, die von diesen beiden abweichen und weder für die Faser- noch für die Ölgewinnung geeignet sind. Die Kultur aller dieser Formen hat gezeigt, dass die Anzahl der erblich verschiedenen braunen Samentypen gross ist und wenigsten 50 beträgt. Zwischen hell rehbraun und hell graubraun als hellstem und dunkelkastanienbraun mit dunkelbraun als dunkelstem gibt es viele verschiedene Töne und Intensitäten der braunen Farbe. Die Unterschiede sind oft so gering, dass dieselben erst nach mehrjährigem Vergleich festgestellt werden konnten.

In Bezug auf die genotypische Grundlage der Unterschiede innerhalb dieser Gruppe kann ich jetzt nur mitteilen, dass es sich in einigen Fällen um multiple Allelomorphen, in anderen um polymere Faktoren handelt.

Die zweite Gruppe umfasst eine Serie von Typen mit einer Samenfarbe, welche zwischen sehr hellgelb und tief dunkelbraun, fast schwarz, variiert. Es kommen darunter Typen mit bräunlichgelben Samen oder mit gelbbraunen, hellbraunen, graubraunen oder dunkelbraunen vor. Hieher gehören auch verschiedene Typen mit bunten Samen, deren Farbentöne aber mit den genannten übereinstimmen. Wie man sieht, kommen in dieser Gruppe viele braunsamige Typen vor. Obgleich diese, was die Intensität der Farbe betrifft, mit den Samentypen der ersten Gruppe zu vergleichen sind, so sind sie aber bei genauer Betrachtung stets von denselben zu unterscheiden. Die helleren Typen der zweiten Gruppe zeigen gelbliche Töne, die bei der ersten Gruppe nicht vorkommen, während bei den dunkleren Farben der für viele Typen der ersten Gruppe charakteristische rötliche Ton fehlt.

Um die verschiedenen Typen einigermassen andeuten zu können, habe ich die Intensität der Farbe geschätzt und in Ziffern von 1 bis 9 ausgedrückt. Der sehr hellgelbe Samen ist 1, ferner stimmen 5, 6 und 7 in der Intensität ungefähr mit der ersten Gruppe überein, 8 und 9 aber sind bedeutend dunkler als die dunkelsten davon. Die bunten Samen ziehe ich hier und im folgenden nicht in Betracht.

Die dritte Gruppe umfasst ebenfalls eine Serie von Farbentypen; wie bei der zweiten Gruppe mit sehr hellgelb anfangend bis fast schwarz. Sie unterscheidet sich von der vorigen Gruppe dadurch, dass alle Farbentypen, ausser dem sehr hellgelben einen mehr oder weniger ausgesprochenen graugrünen Ton besitzen. Auch in dieser Gruppe gibt es braune Samentypen, die fast ganz mit Typen der ersten Gruppe übereinstimmen, weil der grüne Ton der ersteren sehr wenig auffällt. Früher habe ich keine verschiedenen braunen Samentypen unterschieden, weil ich damals von der zweiten und dritten Gruppe nur je eine einzige Form besass, die der ersten Gruppe sehr ähnlich war. Und weil ich zu jener Zeit die beiden Serien noch nicht kannte, schenkte ich den sehr kleinen Unterschieden noch keine Aufmerksamkeit.

Zwischen den drei Gruppen der Samenfarben und den verschiedenen beim Lein vorkommenden Blütenfarben besteht ein gewisser Zusammenhang. Für einen einzigen Typus aus jeder der drei Gruppen habe ich das schon früher nachgewiesen. Wie verhalten sich nun die gesamten Gruppen in dieser Hinsicht? Alle Individuen der ersten Gruppe haben blaue, lila oder weisse Blüten, letztere mit normal flachen Blütenblättern und blauen Staubblättern. Aus meinen Unter-

suchungen über die Faktoren für die Blütenfarbe dieser verschiedenen Formen geht hervor, dass sie alle die früher mit B^1 und D angedeuteten Faktoren besitzen[1]. Fehlt einer oder fehlen beide Faktoren, so ist nun nicht nur die Farbe der Blüte, oder bei der weissblütigen die Farbe der Staubblätter eine andere, sondern zugleich ist auch die Farbe des Samens nicht mehr die braune der ersten Gruppe.

Pflanzen mit zur zweiten Gruppe gehörigem Samen haben rosafarbige Blüten oder weisse mit flachen Blütenblättern und gelben Staubblättern und zwar unter den genotypisch verschiedenen Formen der letzteren, diejenige, wo der Faktor D fehlt. Weil D auch bei den rosablühenden Individuen fehlt, ist das Fehlen dieses Faktors für die zweite Gruppe charakteristisch und das gilt auch für die Farbe des Samens, denn ist D vorhanden, so ist dieselbe eine andere.

Die dritte Gruppe umfasst nur weissblühende Individuen mit gelben Staubblättern und entweder flachen oder gekräuselten Blütenblättern. Obgleich von verschiedener genotypischer Zusammensetzung ist allen das Fehlen des Faktors B^1 gemeinsam und auch hier gilt es, dass wenn dies nicht der Fall und der Faktor B^1 wohl vorhanden ist, die Samen auch nicht die Farbe der dritten Gruppe zeigen.

Nun gibt es noch eine vierte Möglichkeit in Bezug auf das Vorkommen oder Fehlen der Faktoren B^1 und D nämlich, dass beide zugleich fehlen. Solche Pflanzen haben weisse Blüten und gehören, was die Samenfarbe betrifft, zur dritten Gruppe.

Es geht aus dem Gesagten hervor, dass das etwaige Vorhandensein der Faktoren B^1 und D bestimmt, zu welcher der drei Gruppen von Farbentypen eine Pflanze gehört.

Innerhalb dieser Gruppen, zumal der zweiten und der dritten, kommen so grosse Unterschiede vor, dass es von Bedeutung ist, die genotypische Grundlage dieser Unterschiede zu studieren. Verschiedene Kreuzungen lehrten schon etwas in dieser Richtung. Ich will hier nur einige derselben kurz besprechen. Erstens die Kreuzung zwischen einer blaublühenden Pflanze mit braunen Samen der ersten Gruppe und einer rosablühenden Pflanze der zweiten Gruppe mit sehr hellgelben Samen, deren Samenhaut vollkommen farblos war. F_1 war blaublühend mit braunen Samen der ersten Gruppe. In F_2 trat wie zu erwarten war monohybride Spaltung auf für die Blütenfarbe in

[1] KAPPERT (1924, S. 434) hat nachgewiesen, dass anstatt eines einzigen, von mir mit B^1 angedeuteten Faktors, zwei Faktoren vorkommen. Ich werde hier aber mein Symbol beibehalten, weil mir die Form, welche es KAPPERT ermöglichte die genotypische Analyse weiterzuführen, nicht zur Verfügung stand.

blau und rosa. Alle die blaublühenden Pflanzen hatten braune Samen der ersten Gruppe, die rosablühenden aber nicht alle hellgelbe Samen; im Gegenteil kam die ganze Serie der zweiten Gruppe von hellgelb bis fast schwarz vor. Daraus geht hervor, dass durch die Kreuzung in der rosablühenden Form ein oder mehrere Faktoren eingeführt worden sind, die in dieser sogar fast schwarze Samenfarbe hervorrufen können. Man würde dazu neigen anzunehmen, die rosablühende Form habe durch die Kreuzung von der anderen P-Form einen Grundfaktor erhalten. Das kann aber nicht der Fall sein, den es müssten dann auch blaublühende F_2-Individuen mit farbloser Samenhaut auftreten und solche kommen hier nicht vor, obgleich dieselben wohl bestehen. Die hellsamige P-Form hat also, ebenso wie die braunsamige den Grundfaktor für die Samenfarbe. Die Art des betreffenden Faktors muss somit eine andere sein.

Das Studium der F_2, F_3 und F_4 gab hierüber Aufklärung. Wie gesagt bildete die Samenfarbe der rosablühenden F_2-Pflanzen eine Serie von sehr hellgelb bis fast schwarz. Eine Einteilung dieser Serie in gut getrennte Gruppen war unmöglich; auffallend war aber, dass von den hellsten Typen relativ wenig Individuen vorkamen. Die F_3 aus F_2-Pflanzen gezüchtet die zusammen die ganze Serie von Samentypen vergegenwärtigten ergab, dass einige F_2-Pflanzen homozygotisch, die meisten aber heterozygotisch waren. Unter den mittleren F_2-Samentypen kamen die meisten Heterozygoten vor, und diese spalteten am stärksten; die hellsten und die dunkelsten Typen waren meist konstant. Helle Typen hatten nur helle oder etwas weniger helle Nachkommen; unter den Nachkommen der dunklen Typen kamen aber wohl helle vor. In F_4 wiederholten sich die bei der F_3 beobachteten Erscheinungen.

Das beschriebene Verhalten deutet darauf hin, dass es sich hier um polymere Faktoren handelt und aus Beobachtungen, die ich hier der Kürze wegen nicht anführen kann, glaube ich schliessen zu können, dass es wahrscheinlich zwei sind. Ist diese Annahme richtig, so müssen bei den in F_2 auftretenden Individuen mit Samenfarbe der ersten Gruppe ebenfalls alle möglichen Fälle vom Fehlen bis zum vollständig homozygotischen Vorhandensein der polymeren Faktoren vorkommen. In der Tat ist die braune Farbe dieser Individuen nicht einheitlich, sondern variiert zwischen hell rehbraun und dem kastanienbraun der P-Form. Die von den Faktoren B^1 und D zusammen hervorgerufene braune Samenfarbe wird also durch die polymeren Faktoren nur wenig beeinflusst. Fehlt aber D, so liegt die Sache ganz anders. In diesem

Falle ist das Auftreten von Farbe vom Vorhandensein eines oder mehrerer polymeren Faktoren abhängig und beim Fehlen der polymeren Faktoren tritt, auch wenn der Grundfaktor vorhanden ist, keine Samenfarbe auf.

Ebenfalls in Übereinstimmung mit der Annahme von polymeren Faktoren sind die Resultate einer Kreuzung zwischen einer Form mit einem der hellsten braunen Farbentypen der ersten Gruppe und einer rosablühenden mit Samen der zweiten Gruppe von ungefähr mittlerer Intensität. In der zweiten Generation traten ausser braunen Samentypen der ersten Gruppe und Pflanzen mit Samen der zweiten Gruppe von mittlerer Intensität auch Individuen mit sehr hellgelben Samen auf. Die dunkelsten Samentypen der zweiten Gruppe fehlten ganz. Dass in F_2 wohl hellere aber keine dunkleren Typen als die P-Formen auftraten, lässt sich wohl am besten dadurch erklären, dass die zur ersten Gruppe gehörende P-Form gar keine der polymeren Faktoren besass, während in der anderen nur ein einziger derselben vorkam.

Auch die Resultate der folgenden Kreuzung bestätigen die Richtigkeit der Annahme von polymeren Faktoren. Dieselbe zur zweiten Gruppe gehörende Form mit Samen von etwa mittlerer Intensität, die nach dem oben Gesagten nur einen der polymeren Faktoren besitzen sollte, wurde gekreuzt mit der auch in der ersten Kreuzung benutzten Form der ersten Gruppe. Diese letztere würde nach obiger Auffassung alle die polymeren Faktoren besitzen. In F_2 traten nur die dunkleren Samentypen von mittlerer Intensität bis schwarz auf, die helleren und hellsten Typen fehlten ganz.

Bei Kreuzung mit Formen der dritten Gruppe von Farbentypen des Samens traten verwickelte Verhältnisse auf, die ich noch nicht ganz klar gelegt habe. Zu meinen Bedauern gestattet der Raum mir nicht, über dasjenige, was mir schon bekannt geworden ist, etwas mitzuteilen. Nur will ich erwähnen, dass auch bei dieser Gruppe die Abstufungen der Farbe vom etwaigen Vorhandensein polymerer Faktoren abhängig ist.

Zusammenfassend haben die hier beschriebenen Beobachtungen also ergeben, dass es eine grosse Anzahl erblich verschiedener Typen der Samenfarbe gibt und dass an der Hervorrufung derselben dreierlei Faktoren beteiligt sind: erstens ein Grundfaktor, zweitens Faktoren, die den Ton der Farbe bedingen und zugleich die Blütenfarbe beeinflussen, und drittens einige, wahrscheinlich zwei polymere Faktoren, welche die Intensität der Farbe bestimmen.

Groningen, am 23. Mai, 1926.

ZITIERTE LITERATUR.

1. ALEFELD, FR. 1866. Landw. Flora. Berlin.
2. DODONÆUS, R. 1618. Cruydt-Boek. Leyden.
3. HOWARD, GABRIELLE L. C. und ABDUR RAHMAN KHAN. 1924. Studies in Indian oil seeds. No. 2, Linseed. Memoirs of the Dep. of Agric. in India. Vol. XII, No. 4.
4. KAPPERT, H. 1924. Erblichkeitsuntersuchungen an weissblühenden Leinsippen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.
5. TAMMES, T. 1922. Genetic analysis, schemes of co-operation and multiple allelomorphs of *Linum usitatissimum*. Journ. of Genetics. Vol. XIII.
6. DE VRIES, H. 1901. Die Mutationstheorie. I. Leipzig.

A STUDY OF ANTIRRHINUM ORONTIUM

BY *EDITH R. SAUNDERS*

CAMBRIDGE

ANTIRRHINUM ORONTIUM (the lesser Snapdragon), in the British Isles a weed of cultivation, and having flowers much smaller than those of the other British species, *A. majus* (the greater Snapdragon), would not seem to offer particularly promising material for any fresh investigation. But accounts of this species as it occurs in the wider area where it is genuinely native gave reason to think that it would repay a more detailed study of its behaviour.

In the earlier herbals and floras the plant is listed under a variety of names but is uniformly described as characterised by a rose-coloured corolla which is surpassed in length by the segments of the calyx. It is distributed over almost the whole of Europe and is native also in N. Africa and W. Asia. This form seems to have been the only one known to LINNÆUS, for in the second edition of »Species Plantarum» (1763, p. 860), where it first appears under its present name, it is the only one mentioned. It is not until some thirty years later that we find mention under the title *A. calycinum* (also *A. minus*) of a plant stated to have the corolla white and flowers intermediate in size between those of the *Antirrhinum* of gardens and of *Antirrhinum Orontium* (see LAMARCK, Bot. Dict. IV, p. 365, 1795); this variety is also mentioned by WILLDENOW (1801, LINN. Sp. Pl., III, p. 256). About this same time a white-flowered plant with violet lips (doubtless *calycinum*) was found in Norfolk by the Rev. M. FORBY (see SMITH, Fl. Brit. II, p. 662, 1800; also English Botany, Vol. 17, pl. 1155, 1803). Now *calycinum*, so far as is known, is confined to a restricted portion of the area occupied by the type form, having its home in the Mediterranean region (Portugal, Spain, S. Italy, N. Africa). We can only speculate as to the circumstances which led to the appearance of this variety in the Norfolk locality since only the type form is known to occur wild in Britain. But in view of the ease with which the plant, once introduced, has continued to maintain itself in Cambridge (see later), it seems not improbable that seed may have been brought in some accidental way into the neighbouring county and in this way accounted for FORBY'S plants. In Portugal the white-flowered form appears to

be the better known plant of the two for in his *Flora lusitanica* (1840, Vol. I, p. 200) BROTERO lists *calycinum* but not *Orontium*. (The plant is figured in Phytographia, T. II, Tab. 127, 1827, by the same author). He regards the former plant as closely related to *Orontium* but raises the question as to whether it should be ranked merely as a variety of that species. [In the recent Flora by COUTINHO (A Flora de Portugal, p. 552, 1913) both forms are included as natives.] In the work of HOFFMANNSEGG and LINK (1809, Fl. Port., T. I, p. 262) we find reference to yet a third form. These authors depict two variants of *calycinum* with red and purplish red flowers respectively, adding the comment that this [? dimorphic] variety is closer to *Orontium* than the true *calycinum*. Even this list does not set the whole position before us for we learn from CHAVANNES (1833, Monographie des Antirrhinées, p. 90) that a form of *Orontium* referred to as *grandiflorum*, which grows in abundance in the environs of Algiers, there takes on a crowd of different forms. Clearly the species must be either very inconstant or very polymorphic. Which explanation is true?

A. calycinum, as it happened, had been raised in the Cambridge Botanic Garden at some time about the middle of last century and had afterwards continued to maintain itself there unaltered. It was indeed the spontaneous appearance in my adjoining plot in 1897 of a stray individual from this source which led me in the first instance to observe this form in some detail and eventually to carry out the breeding experiments described below.

Examination of these self-sown *calycinum* plants showed that although constant in regard to other characters they exhibited considerable variability as regards degree of hairiness. In the earlier descriptions of the species attention is chiefly directed to size and colour of the flower, relative length of calyx and corolla, and breadth of leaves; reference to surface character, if it occurs at all, is in general terms. CHAVANNES' (*Loc. cit.*) account, however, is more detailed. He describes the stem as glabrous or very little pilose, the leaves as very glabrous, and the capsules as pilose. MERTENS and KOCH (Deutschland's Flora, IV, p. 385, 1833) state that the lower region of the stem has hairs few and scattered but that above it is thickly covered, the hairs being glandular. The third edition of English Botany (Vol. VI, p. 132, 1866) which gives a similar description of the upper part of the stem contains the further statement that rarely the whole plant may be glabrous. [Compare the list of forms set out later in the present account.]

In my own plants I found that in every case the hypocotyl and one or more of the succeeding internodes were hairy. Next followed a region in which hairs were wholly or almost wholly lacking. In some individuals this hairless region extended only through a single internode, and thereafter the stem gradually resumed the hairy character and remained glandular-hairy throughout its further growth. In others the glabrous condition continued upwards through a number of internodes, and in others again it persisted the whole distance up to the stem apex. In the last mentioned case many if not all of the capsules were also destitute of hairs, but in the other two they were hairy.

At the time of these observations breeding experiments undertaken with a view to discovering how and to what extent hairiness was inherited in various genera [*Biscutella* (Proc. Roy. Soc., Vol. 62, p. 11, 1897), *Lychnis* (Reports to the Evolution Committee of the Royal Society. Rep. I, 1902), *Matthiola* (idem; see also the later Reports)] had already yielded definite results. A like success might perhaps be obtained by the same method in the present instance. But the case of *Antirrhinum* proved to present much greater difficulty. In the other genera mentioned above the dividing line between the hairy and the glabrous classes could be sharply drawn and the categories easily recognised. In *Antirrhinum* the regional distribution of the hairs in the individual appeared to present a problem too complex to be solved. In spite of laborious comparisons between successive regions of the stem in many individuals no satisfactory basis of classification could be found and the work was abandoned. At this time MENDEL'S discovery was not before the world and the enlightenment which came with the study of the somewhat analogous but much simpler case of *Digitalis purpurea* (J. of Genetics, Vol. VII, p. 215, 1918) was still in the future. Some twenty years later the spontaneous appearance in the experimental plot in which *calycinum* plants still persisted of a stray specimen of the *Orontium* type, and in the succeeding year of an entirely new form having the *calycinum* habit but with purplish red flowers led me again to attempt to determine the degree of stability and the inter-relationships of these different forms. The experience gained in the course of the investigation of the same problem of surface character in the Foxglove had shown the necessity for taking into account the change from the vegetative to the reproductive phase. With this additional clue it was found practicable to distinguish the following categories among the mixed population which had now arisen:

1) *A. Orontium* L. Stem very hairy throughout except for some few internodes following the cotyledons in which hairs are absent or sparsely distributed. All capsules very hairy. Flowers small, pale red with darker striae on the lips.

2) *A. calycinum* LAM. Plant of a more bushy compact habit. Flowers larger.

   α) *album pubescens*. Stem and capsules as in *Orontium*. Flowers white with coloured striae.

   β) *album nudicaule*. Flowers as in *pubescens*.

   I) Stem becoming glabrous after the first two or three internodes which are very sparsely hairy and remaining so throughout the rest of the axis, or becoming hairy again in the last internodes in the flowering region. Capsules and flower as in *pubescens*.

   II) Stem remaining glabrous to the end of the season. Capsules mostly glabrous or with a few hairs on the valves, sometimes becoming more or less generally but not densely hairy towards the end of the season.

   One or other or possibly both of these *album nudicaule* forms = the original *calycinum* of LAMARCK, and the *grandiflorum* of CHAVANNES.

   γ) *rubrum nudicaule*. Flowers red.

   I) Stem and capsules as in *album nudicaule* I.

   II) » » » » » » » II.

   One or other or perhaps both of these *rubrum nudicaule* forms probably = the red-flowered variants mentioned by HOFFMANNSEGG and LINK.

It will be seen from the above descriptions that the six forms constitute two parallel series as regards flower colour and surface character of stem and capsule, and that of the six combinations of characters five are supplied by forms coming under *calycinum* and one only by *Orontium*.

Two points relating to other characters may be noted in passing. In the first place, although the ground of the corolla in white-flowered *calycinum* plants is a pure white, nevertheless, tingeing on fading may occur in any of the three forms under certain conditions. Hence it is to be inferred that these whites result from an inhibition of colour not from an actual lack of the colour factor(s). This we might indeed

suspect from the presence of the coloured striae on the lips. Secondly the red colour of the corolla in the hairy-stemmed *Orontium* type is paler than that of the red-flowered *calycinum* forms in which the stem is glabrous. In both these points *Antirrhinum* shows an analogy with the Garden Stock (*Matthiola incana*). Here, too, the petals of the white-flowered variety although entirely white were observed to tinge on fading in some seasons. In this case the several factors essential for colour production having been determined it was possible by breeding experiments to *prove* that the albino form contained them all It was also the case that in the red-flowered glabrous Stock the colour of the corolla was of a deeper shade than in the corresponding hoary form.

Each of the six forms of *Antirrhinum* was found to breed true within the limits above described. Matings between the forms carried out in order to ascertain the relation of red to white and of the extreme grades of hairiness and smoothness gave the results detailed below.

INTERRELATIONS BETWEEN FORMS OF A. CALYCINUM AND A. ORONTIUM.

1) A smooth-fruited plant of the *calycinum nudicaule* type with flowers red, though somewhat paler than normal, proved on self-fertilisation to be a spontaneous crossbred between the red- and white-flowered forms of this type, giving on self-fertilisation a mixed offspring of coloured and white individuals true to type, the preponderance of red over white (30 R 11 W) suggesting a simple 3 : 1 ratio. This was confirmed on using this same crossbred as pollen parent in a back-cross with another white-flowered *calycinum nudicaule* individual with glabrous fruits when the expected ratio of 1 R : 1 W was obtained, the actual count being 23 red and 25 white, both forms having most if not all capsules glabrous. The influence of the white parent on the corolla colour of the crossbred was especially marked in the earlier flowers which were recorded as »tinted whites». Not until a plant had been in flower for some little while could the colour be properly described as a shade of red. Thus a cross between reds and whites of the above type results in a certain retardation in colour development as well as some dilution.

2) *A. calycinum pubescens album* $\times$ *A. calycinum nudicaule rubrum* with glabrous capsules.

A cross between a pure-breeding white-flowered individual of *A.*

calycinum with hairy stems and fruits and the red-flowered, smooth-fruited plant of *A. calycinum nudicaule* used in the preceding experiment (and found to be a cross bred as regards flower colour) gave a homogeneous F_1 resembling the pollen parent as regards stem and fruit character, and, as the results given under 1) would lead us to expect, a mixture of white and coloured individuals in the ratio of 1 : 1, the numbers recorded being whites 20, reds (appearing as tinted whites at the beginning of the season) 19.

3) *A. calycinum nudicaule album* with glabrous fruits × *A. Orontium* type (stem and capsules hairy, flowers pale red and small).

The F_1 plants from this cross, which were uniform in character, showed what might be described as an intensification of the *Orontium* habit, being much taller than the male parent and but little branched. All the 29 individuals raised were over 3 feet in height, several reached 3 feet 6 inches and some were even taller. Retardation in development of colour in the corolla and dilution were conspicuous features. The early flowers were recorded as whites, those following as tinted whites, those opening later in the full season of flower as pale red. Dominance of the glabrous character of the female parent was again evident, the stems being without hairs from an early point up to the end or becoming hairy again only in the last internodes of the flowering axis. Most of the capsules were glabrous or with a few hairs confined to the valves, though in some hairs were thinly scattered over the surface.

F_2 generation. Only 42 individuals were raised from the selfing of the F_1 plants. With so small a count it is doubtful if much importance should be attached to the numbers actually recorded, especially in view of the difficulty of distinguishing with absolute certainty in a mixed population between the crossbred, tinted whites which become pale red later in the season and the homozygous reds and whites, if recounts are not made at sufficiently frequent intervals. There seems little doubt, however, when the relations established above are taken into account, that the real ratio in which the several forms obtained occur is 3 : 1 in the case of glabrous and hairy, and 2 : 1 : 1 in the case of the tinted whites, genuine whites and genuine reds. The several combinations of the parental and crossbred flower colours with the glabrous and the hairy surface character gave the following six forms:

1) Flowers white-tinted-red, stems and all or most capsules glabrous
2) » red » » » » » » »
3) » white » » » » » » »

4) Flowers white-tinted-red, stems and all capsules hairy
5) » red » » » » »
6) » white » » » » »

Of the 42 F_2 plants 23 showed the crossbred range of colour, 12 were genuine reds, 5 whites and 2 were unrecorded. Those with glabrous stems and capsules numbered 38, only 4 having both these structures hairy. Thus we get the expected number of categories, numerical predominance of the crossbred flower colour over both the parental colours, and to a still greater degree (as also expected) of the glabrous over the hairy character. It seems therefore justifiable to infer that the low percentage of genuine whites and of plants of the *pubescent* type in F_2 is accidental.

SUMMARY.

1) *A. calycinum* Lam. appears under five recognisable forms, all with large flowers.

α) White-flowered with stems (except for some of the early internodes) and all the capsules very hairy.

β) I) White-flowered with stems glabrous and all the capsules hairy.

II) White-flowered with stems glabrous and all or most of the capsules also glabrous.

γ) I) Red-flowered but otherwise similar to *β* I.

II) » » » » » *β* II.

2) *A. Orontium* L. appears under one form only having pale red small flowers and hairy stems and capsules. It thus supplies the form missing in the above *calycinum* series.

3) The glabrous character is dominant over extreme hairiness, the relationship of the *nudicaule* forms of *calycinum* to the *pubescens* form and to *A. Orontium* is thus comparable with that of *nudicaulis* to *pubescens* in *Digitalis purpurea.*

4) The depth of colour in the corolla appears to be connected in some way with surface character, flowers of *A. calycinum rubrum* having smooth stems and fruits being of a much deeper shade than those of *A. Orontium.* A similar interdependence of the two characters is seen in the Garden Stock (*Matthiola incana*) where the red-flowered glabrous strain is of a deeper shade then the corresponding hoary form.

5) The white-flowered forms of *A. calycinum* appear to result from inhibition rather than lack of the necessary colour-producing mechanism since in any of the three variants tingeing on fading may occur under certain conditions.

6) Matings between red- and white-flowered forms of the species give a coloured F_1 with dilution and retardation in development of the corolla colour.

ÜBER EINIGE FÄLLE ERHEBLICHER ABWEICHUNG IN HABITUELL ZWEIGLIEDRIGEN SPALTUNGEN BEZÜGLICH DER BEGRANNUNG BEI WEIZEN

VON *BIRGER KAJANUS*
KAIRO

IN einer früheren Abhandlung (1923) habe ich viele Fälle anscheinend einfacher Spaltung besprochen, wo die Abweichungen so bedeutend waren, dass sie nicht als belanglose Varianten des typischen Schemas für solche Spaltung betrachtet werden können, sondern auf besondere Störungen zurückgeführt werden müssen, die von der genetischen Konstitution der beteiligten Formen bedingt sind. Derartige Abweichungen wurden sowohl in Kreuzungen innerhalb der Unterart *vulgare* von *Triticum sativum* als auch in anderen Weizenkreuzungen festgestellt, und die Abweichung war bei gewissen Merkmalen positiv, bei anderen negativ, indem bald die Pflanzengruppe mit dem dominanten, bald diejenige mit dem rezessiven Merkmal zu gross war, und zwar ganz unabhängig von der systematischen Beschaffenheit der Kreuzungstypen. Besonders auffallend erschienen die Abweichungen in gewissen Kreuzungen zwischen *vulgare*-Formen, vor allem in bezug auf die Begrannung. Ich finde es von Interesse, dieser Sache eine spezielle Darstellung zu widmen, und will dabei auch die früher nur summarisch angegebenen F_3-Resultate einer solchen Kreuzung mitteilen.

Es handelt sich hier zunächst um drei Kreuzungen, indessen wird auch eine vierte Kreuzung, die eine anscheinend regelmässige Spaltungsweise zeigte, zum Vergleich mitgenommen. Diese vier Kreuzungen, für welche jetzt dieselben Bezeichnungen wie früher verwendet werden, stellten die unten angegebenen Kombinationen dar, und sämtliche Eltern vertraten nachweislich reine Linien.

Nummer der Kreuzungen	Nummer der Elternrassen ♀	♂
V	1	9
VI	1	10
VIII	6	9
X	7	11

Die Verbindungsweise war in allen Kreuzungen ♀ Unbegrannt × ♂ Begrannt, wobei bemerkt werden soll, dass die als unbegrannt bezeichneten Typen nicht ganz grannenlos waren, sondern kleine Grannenspitzchen trugen. Sämtliche Eltern waren glattährig; Nr. 1, 7 und 9 hatten gelbe, Nr. 6, 10 und 11 rotbraune Ähren. Nr. 1 ist Idunaweizen, Nr. 6 ein schwedischer Landweizen, Nr. 7 Litauerweizen, Nr. 9 Teissweizen, Nr. 10 Zlotkaweizen und Nr. 11 Ukrainerweizen.

Von der Kreuzung V wurden drei Generationen (F_1, F_2 und F_3), von den übrigen Kreuzungen nur zwei Generationen (F_1 und F_2) untersucht. Die Grannenlosigkeit ergab in allen Kreuzungen Prävalenz, und die Heterozygoten konnten von den unbegrannten Homozygoten nicht abgegrenzt werden. F_1 von allen Kreuzungen wurde im Jahre 1916, F_2, ebenfalls von allen Kreuzungen, im Jahre 1917 und F_3 der Kreuzung V im Jahre 1919 gezogen. Für den Anbau von F_1 wurden sämtliche durch die Kreuzungen gewonnenen Körner, für den Anbau von F_2 sämtliche Körner der verfolgten F_1-Pflanzen und für den Anbau von F_3 sämtliche Körner aller Pflanzen eines F_2-Bestandes (Nr. 472) ausgesät. Jede Generation wurde auf ein und demselben Felde angebaut, das indessen von einem Jahre zum anderen gewechselt wurde.

In F_1 wurden von der Kreuzung V 12, von der Kreuzung VI 6, von der Kreuzung VIII 8 und von der Kreuzung X 15 Pflanzen erzielt.

F_2 ergab folgende Resultate (Tab. 1).

TABELLE 1. *F_2-Spaltungen.*

Nummer		Anzahl von Individuen			D:m pro 4
Kreuzungen	F_2-Parzellen	Unbegrannt	Begrannt	Summe	
V	472	228	31	259	+ 4,84
	473	95	25	120	+ 1,05
	474	91	11	102	+ 3,32
	475	79	18	97	+ 1,47
	476	101	19	120	+ 2,32
	Summe	594	104	698	+ 6,16
VI	469	78	20	98	+ 1,05
	470	143	17	160	+ 4,26
	471	76	13	89	+ 2,26
	Summe	297	50	347	+ 4,55

Nummer		Anzahl von Individuen			D:m pro 4
Kreuzungen	F_2-Parzellen	Unbegrannt	Begrannt	Summe	
VIII	496	55	5	60	+ 2,98
	497	62	12	74	+ 1,75
	498	72	10	82	+ 2,68
	499	35	8	43	+ 0,97
	500	67	8	75	+ 2,87
	Summe	291	43	334	+ 5,12
X	506	49	23	72	— 1,36
	507	48	17	65	- 0,22
	508	53	10	63	+ 1,67
	509	38	12	50	+ 0,16
	510	37	7	44	+ 1,39
	511	69	20	89	+ 0,55
	512	58	25	83	— 1,08
	513	100	24	124	+ 1,45
	514	56	27	83	— 1,58
	515	59	18	77	+ 0,33
	Summe	567	183	750	+ 0,38

Die Spaltungen entsprechen insofern dem Schema 3 unbegrannt : 1 begrannt, als der Unterschied zwischen Unbegrannt (Gespitzt) und (Voll) Begrannt von einem einzigen Gen abhängt, wie es von mir und anderen nachgewiesen worden ist. In drei der oben erwähnten Kreuzungen ist nun aber die Zahl der begrannten Individuen verhältnismässig gering, und zwar ist die Abweichung in jeder dieser Kreuzungen durchgehends positiv und überhaupt grösser als dreimal des mittleren Fehlers, während die Zahl der begrannten Individuen in der vierten Kreuzung bald grösser, bald kleiner als die theoretisch berechnete ist und die Gesamtabweichung, die allerdings eine positive Richtung hat, die Grösse des mittleren Fehlers bei weitem nicht erreicht.

Der vollständig verfolgte F_2-Bestand Nr. 472 aus der Kreuzung V enthielt 259 Individuen, von denen 228 unbegrannt und 31 begrannt waren. Von den Nachkommenschaften der unbegrannten waren 87 konstant unbegrannt (abgesehen von einer begrannten Speltoid-Homozygote), während 141 spalteten; die Nachkommenschaften der begrannten waren durchgehends begrannt. Die Zusammensetzung des betreffenden F_2-Bestandes war demnach, falls des Hemmungsgen der Begrannung mit N bezeichnet wird, 87 NN + 141 Nn + 31 nn.

Die Individuenzahlen der konstant unbegrannten und der konstant

begrannten F_3-Bestände werden in den zwei zunächst folgenden Tabellen (Tab. 2 und 3) angegeben.

TABELLE 2. *Konstant unbegrannte F_3-Nachkommenschaften.*

Nummer der F_3-Parzellen	Anzahl von Individuen	Nummer der F_3-Parzellen	Anzahl von Individuen	Nummer der F_3-Parzellen	Anzahl von Individuen	Nummer der F_3-Parzellen	Anzahl von Individuen
492	181	547	31	625	37	703	177
493	132	548	23	627	64	705	84
496	21	553	46	628	220	706	106
498	138	554	43	630	78	707	122
502	81	556	49	639	26	712	120
510	107	560	143	641	33	715	97
514	147	561	82	642	63	721	54
515	111	562	68	645	52	722	22
517	41	568	45	665	54	723	36
519	138	571	91	666 + 667	114	725	33
520	138	576	110	674	75	727	63
521	137	578	30	676	73	730	49
522	54	581	128	677	88	731	98
525	81	584	35	682	146	735	80
527	176	588	39	685	106	736	34
528	134	591	57	686	46	739	41
529	175	593	96	688	76	740	40
533	68	597	62	689	271	741	56
537	14	610	163	693	71	747	149
540	83	616	186	696	21	750	32
545	212	618	67	700	173	751	45
546	67	623	89	701	155	—	—

TABELLE 3. *Konstant begrannte F_3-Nachkommenschaften.*

Nummer der F_3-Parzellen	Anzahl von Individuen	Nummer der F_3-Parzellen	Anzahl von Individuen	Nummer der F_3-Parzellen	Anzahl von Individuen	Nummer der F_3-Parzellen	Anzahl der Individuen
494	56	589	64	632	96	679	39
506	181	592	71	649	38	681	81
511	69	594	65	655	44	704	45
526	35	600	134	659	31	718	10
559	81	619	7	660	196	745	38
563	56	620	59	663	56	748	47
574	74	624	58	668	42	749	7
586	58	629	175	673	58	—	—

Die folgende Tabelle (Tab. 4) zeigt die in F_3 erzielten Spaltungen.

TABELLE 4. *Spaltende F_3-Nachkommenschaften.*

Nummer der F_3-Parzellen	Anzahl von Individuen			D:m pro ¼	Nummer der F_3-Parzellen	Anzahl von Individuen			D:m pro ¼
	Unbegrannt	Begrannt	Summe			Unbegrannt	Begrannt	Summe	
495	47	13	60	+ 0,60	566	21	16	37	— 2,56
497	75	24	99	+ 0,17	567	27	16	43	— 1,85
499	68	24	92	— 0,24	569	54	18	72	± 0,00
500	80	20	100	+ 1,15	570	31	5	36	+ 1,54
501	70	19	89	+ 0,80	572	87	38	125	— 1,39
503	42	10	52	+ 0,96	573	59	16	75	+ 0,73
504	52	23	75	— 1,13	575	65	18	83	+ 0,70
505	64	25	89	0,67	577	102	26	128	+ 1,22
507	60	16	76	+ 0,79	579	57	9	66	+ 2,13
508	92	31	123	0,05	580	18	12	30	1,90
509	58	19	77	+ 0,07	582	45	11	56	+ 0,93
512	90	29	119	+ 0,16	583	50	6	56	+ 2,47
513	128	56	184	1,70	585	26	13	39	— 1,20
516	47	19	66	— 0,71	587	22	10	32	— 0,82
518	29	10	39	— 0,09	590	17	3	20	+ 1,03
523	165	33	198	+ 2,71	595	14	5	19	— 0,13
524	55	26	81	— 1,48	596	7	1	8	+ 0,82
530	83	27	110	+ 0,11	598	31	7	38	+ 0,94
531	29	9	38	+ 0,19	599	49	28	77	— 2,30
532	48	7	55	+ 2,10	601	107	39	146	— 0,18
534	64	8	72	+ 2,72	602	48	12	60	+ 0,89
535	16	3	19	+ 0,93	603	81	24	105	+ 0,51
536	27	13	40	1,10	604	9	3	12	± 0,00
538	51	25	76	— 1,59	605	39	5	44	+ 2,09
539	188	65	253	— 0,25	606	39	12	51	+ 0,24
541	37	15	52	— 0,64	607	76	14	90	+ 2,07
542	170	55	225	+ 0,19	608	25	6	31	+ 0,73
543	63	24	87	— 0,56	609	22	5	27	+ 0,78
544	36	11	47	+ 0,25	611	45	11	56	+ 0,93
549	33	5	38	+ 1,69	612	47	13	60	+ 0,60
550	72	32	104	— 1,36	613	92	26	118	+ 0,74
551	73	23	96	+ 0,24	614	54	8	62	+ 2,20
552	82	31	113	— 0,60	615	57	22	79	— 0,58
555	31	6	37	+ 1,23	617	73	11	84	+ 2,52
557	67	21	88	+ 0,25	621	62	16	78	+ 0,92
558	115	20	135	+ 2,73	622	67	22	89	+ 0,06
564	103	25	128	+ 1,43	626	36	12	48	± 0,00
565	52	16	68	+ 0,28	631	81	15	96	+ 2,12

Nummer der F_3-Parzellen	Anzahl von Individuen			$D{:}m$ pro 4	Nummer der F_3-Parzellen	Anzahl von Individuen			$D{:}m$ pro 4
	Unbegrannt	Begrannt	Summe			Unbegrannt	Begrannt	Summe	
633	250	54	304	+ 2,92	690	92	22	114	+ 1,41
634	49	7	56	+ 2,16	691	122	37	159	+ 0,50
635	32	6	38	+ 1,31	692	119	22	141	+ 2,58
636	61	9	70	+ 2,35	694	73	12	85	+ 2,32
637	39	8	47	+ 1,26	695	19	3	22	+ 1,23
638	29	6	35	+ 1,07	697	55	14	69	+ 0,90
640	15	3	18	+ 0,82	698	139	29	168	+ 2,32
643	85	22	107	+ 1,06	699	37	21	58	— 1,97
644	68	34	102	— 1,94	702	163	54	217	+ 0,04
646	18	6	24	± 0,00	708	51	18	69	— 0,21
647	21	6	27	+ 0,33	709	31	14	45	— 0,95
648	47	11	58	+ 1,06	710	43	17	60	— 0,60
650	65	19	84	+ 0,50	711	55	18	73	+ 0,07
651	53	20	73	— 0,47	713	99	18	117	+ 2,40
652	25	8	33	+ 0,10	714	89	28	117	+ 0,27
653	42	10	52	+ 0,96	716	55	11	66	+ 1,56
654	49	15	64	+ 0,29	717	47	23	70	— 1,52
656	51	9	60	+ 1,79	719	43	6	49	+ 2,06
657	40	18	58	— 1,06	720	38	17	55	— 1,01
658	17	6	23	— 0,12	724	37	12	49	+ 0,08
661	97	34	131	— 0,25	726	15	3	18	+ 0,82
662	57	10	67	+ 1,90	728	66	27	93	— 0,90
664	35	10	45	+ 0,43	729	42	19	61	— 1,11
669	42	8	50	+ 1,47	732	24	6	30	+ 0,63
670	77	32	109	— 1,05	733	38	13	51	— 0,08
671	87	23	110	+ 0,99	734	52	18	70	0,14
672	101	28	129	+ 0,86	737	24	8	32	± 0,00
675	68	23	91	— 0,06	738	41	7	48	+ 1,67
678	71	16	87	+ 1,42	742	29	14	43	— 1,14
680	45	22	67	— 1,48	743	32	12	44	— 0,35
683	73	14	87	+ 1,92	744	47	15	62	+ 0,15
684	118	22	140	+ 2,54	746	6	3	9	0,58
687	29	4	33	+ 1,71	—	—	—	—	—

Betreffs dieser Spaltungen mag bemerkt werden, dass keine Abweichung dreimal so gross wie der mittlere Fehler ist, und dass nur beinahe zwei Drittel der Spaltungen eine ähnliche Richtung wie F_2 haben, indem von den Abweichungen 46 negativ, 5 = 0 und 90 positiv sind. Bei der Gruppierung der $D{:}m$-Werte habe ich die folgende Reihe bekommen.

— 3,50	— 2,50	— 1,50	— 0,50	+ 0,50	+ 1,50	+ 2,50	+ 3,50	Summe	Mittel
	1	8	23	42	39	21	7	141	+ 0,43

Augenscheinlich bildeten die Abweichungen eine in positiver Richtung stark verschobene Kurve, was auch aus dem Mittel ersichtlich ist.

Die in F_3 vorhandenen Individuenzahlen sämtlicher Bestände sind unten gruppenweise zusammengestellt.

Genetische Gruppe	Anzahl von Beständen					Mittel der Individuenzahl
	mit 1—100 Individuen	%	mit mehr als 100 Individuen	%	Summe	
Konstant unbegrannt ..	57	65,5	30	34,5	87	88
Spaltend......................	110	78,0	31	22,0	141	76
Konstant begrannt	27	87,1	4	12,9	31	67

Aus dieser Übersicht geht hervor, dass die Individuenzahl in den konstant unbegrannten Beständen am grössten und in den konstant begrannten am kleinsten war, während die spaltenden Bestände eine mittlere Stellung einnahmen.

Zur Erklärung der oben beschriebenen Spaltungsabweichungen habe ich in meiner eingangs enwähnten Abhandlung (1923, S. 65—67) auf die Möglichkeit hingewiesen, dass das Fehlen des betreffenden Hemmungsgens der Begrannung eine geringere Widerstandsfähigkeit gegen gewisse äussere Faktoren mitführt, wobei ich zunächst an die Kälte gedacht habe; eine mehr oder weniger starke Elimination von begrannt veranlagten Zygoten wäre dadurch zu erwarten, und man könnte zudem denken, dass eine Reduktion der Individuenzahl nicht nur bei den begrannten Homozygoten, sondern, obwohl in geringerem Umfange, auch bei den Heterozygoten stattfände. Ferner könnte man vermuten, dass die eventuellen Beschädigungsfaktoren nicht durchweg eine Abtötung, sondern teilweise nur eine Abschwächung der erwähnten Zygotengruppen verursachten, wodurch die Individuenzahlen sowohl in den konstant begrannten als auch in den spaltenden Beständen geringer sein würden als in den konstant unbegrannten, wobei besonders geringe Individuenzahlen in den konstant begrannten Beständen zu erwarten wären. Sämtliche Tatsachen könnten auf Grundlage dieser Möglichkeit auseinandergesetzt werden, falls man gleichzeitig annimmt, dass die Widerstandsfähigkeit nicht allein durch des Hemmungsgen der Begran-

nung bedingt wurde, sondern dass dabei auch andère Gene beteiligt waren. Dass man ausserdem den Wechsel der äusseren Faktoren berücksichtigen muss, ist ja selbstverständlich.

Als eine andere Möglichkeit ist Reduplikation von unbegrannt veranlagten Gameten hervorzuheben, woran schon LINDHARD (1922, S. 71—72) bei der Besprechung gewisser von ihm erzielter Resultate an Kreuzungen zwischen *vulgare*-Typen gedacht hat; diese Reduplikation sollte sich nur auf den Pollen beziehen und nicht immer gleich gross sein, ferner müsste man damit rechnen, dass sie bisweilen nicht vorkommt. Bei der Annahme einer solchen Reduplikation hätte in bezug auf die F_2-Spaltungen meiner Kreuzungen V, VI und VIII wie in einigen Kreuzungen LINDHARD'S eine Gametenverteilung laut dem System 2 bis 3 N : 1 n vorliegen können, wodurch sich das Spaltungsverhältnis 5 bis 7 unbegrannt : 1 begrannt ergeben würde. Die durch F_3-Analyse genau festgestellte Spaltung des F_2-Bestandes Nr. 472 der Kreuzung V sollte einer Reduplikation laut dem Gametenverhältnis 3 N : 1 n entsprechen, das das Spaltungsschema 3 NN : 4 Nn : 1 nn ergibt; die theoretisch berechneten Spaltungszahlen wären dabei bezw. 97,1, 129,5 und 32,4, die von den tatsächlich gefundenen Zahlen 87, 141 und 31 nicht besonders viel abweichen. Die F_3-Spaltungen derselben Kreuzung könnten teilweise auf Reduplikation beruhen, wobei die Zahl der N-Gameten zwei- bis dreimal so gross wie diejenige der n-Gameten sein sollte; viele F_3-Spaltungen deuten indessen auf regelmässige Spaltung hin. Für die F_2-Spaltungen meiner Kreuzung X scheint die Annahme einer Reduplikation unnötig zu sein.

Eine Entscheidung der Frage, wie die in diesem Aufsatze behandelten Unregelmässigkeiten auseinandergesetzt werden sollen, ist wohl erst durch ganz spezielle Untersuchungen möglich.

ZITIERTE LITERATUR.

1. KAJANUS, B. 1923. Genetische Untersuchungen an Weizen. Biblioth. Gen., Bd. V.
2. LINDHARD, E. 1922. Zur Genetik des Weizens. Hereditas, Bd. III.

DER UNTERSCHIED IN DER KEIMUNGSGESCHWINDIGKEIT DER MÄNNCHENSAMEN UND WEIBCHENSAMEN BEI MELANDRIUM

VON *C. CORRENS*
KAISER WILHELM INSTITUT FÜR BIOLOGIE, BERLIN-DAHLEM

DEN Anstoss zu den Untersuchungen, über die im folgenden berichtet werden soll, gab eigentlich eine praktische Frage. Bei meinen zahlreichen Versuchen mit *Melandrium* war immer wieder zu beobachten, dass zwar ein Teil der ausgesäten Samen rasch keimte, ein Teil aber auch unter günstigen Bedingungen nur langsam nachkam, so dass die Töpfe, in die ausgesät worden war, lange aufgehoben werden mussten. Wegen der Anforderungen an Platz und Arbeit war das unbequem. Es lag nun nahe, sich zu fragen, ob man die Saattöpfe wirklich möglichst lange aufheben müsse, oder ob sie nicht schon beseitigt werden dürften, nachdem die Hauptkeimzeit vorbei war, ohne dass eine Trübung des Versuchsergebnisses — des Zahlenverhältnisses der männlichen und weiblichen Pflanzen — zu befürchten wäre. Der Ausfall an Individuen liesse sich ja durch eine umfangreichere Aussaat decken. — Dass man im Allgemeinen die Keimversuche nicht vorzeitig abbrechen soll, ist ja bekannt (vergl. z. B. O. RENNER 1917, S. 128); damit war aber hinsichtlich des Zahlenverhältnisses der Geschlechter noch nichts ausgesagt.

Wir wissen ja nun, dass bei *Melandrium* das Geschlecht mit der Befruchtung der Eizelle fest bestimmt ist. Man muss also nicht nur männliche und weibliche *Pflanzen* sondern auch männliche und weibliche *Samen* unterscheiden.

Freilich können wir zur Zeit nicht bestimmen, welchem Geschlecht ein einzelner Same angehört. Vielleicht ist man später mit den von MANOILOW und BERNATZKI angegebenen Farbreaktionen, bei genügender Verfeinerung, dazu im Stande. Für sicher halte ich das aber nicht. Denn die Stoffe, auf welchen die Reaktionen beruhen, haben offenbar mit der Geschlechtsbestimmung selbst nichts zu tun, sondern sind erst eine *Folgeerscheinung* der *vollzogenen* Bestimmung. Es han-

delt sich um neue Geschlechts*merkmale*, wie Staubgefässe und Fruchtknoten es auch sind. Das geht schon daraus ganz deutlich hervor, dass bei einer zwittrigen Blüte die Staubgefässe allein wie eine männliche Pflanze einer getrenntgeschlechtigen Species reagieren und die Fruchtknoten wie eine weibliche Pflanze. Wir haben schon einige einschlägige Angaben, und noch unveröffentlichte Versuche, die Herr Dr. E. SCHRATZ in meinem Institut ausgeführt hat, zeigten das sehr gut.

Bei den Samen wird es sich eben fragen, ob sich der genotypische, sicher vorhandene Unterschied zwischen den männlichen und den weiblichen Embryonen schon auf einem so frühen Entwicklungsstadium, wie es die Samen enthalten, phänotypisch auswirkt.

Man könnte an einen (durchschnittlichen) Unterschied in der Grösse und dem Gewicht der zweierlei Samen denken. 1919 habe ich einen Versuch mit einzeln gewogenen Samen von *Melandrium* angestellt, aber in zu kleinem Umfang. Das Ergebnis war negativ, wie es ja auch bei *Cannabis sativa* bei den Versuchen verschiedener Autoren war. Es ist auch von vorn herein wohl wenig wahrscheinlich, dass sich bei Samen mit so dicken Samen- oder Fruchtschalen, die ja von der Mutter stammen, ein *auffälliger* Einfluss des Embryo geltend machen würde, besonders bei *Melandrium*, wo noch das reichliche, ebenfalls rein mütterliche Nährgewebe (Perisperm) dazu kommt. Bei Samen, wie sie etwa *Salix* oder *Populus* haben, wäre eher ein Erfolg für solche Bemühungen zu erwarten.

Leichter vorstellbar ist, dass sich schon *mit dem Beginn der Keimung* physiologische Unterschiede zeigen. Und in der Tat giebt es einige Angaben für *Cannabis*, nach denen die männlichen Früchtchen rascher keimen sollen. Auch hier ist ja die Geschlechtertrennung genotypisch festgelegt, wenn auch die Weibchen bei gewissen Sippen die Fähigkeit haben, männliche Blüten zu bilden, in einem Ausmass, das durch das Experiment geändert werden kann.

Einen solchen Versuch hat, wohl als erster, F. HABERLANDT (1877) angestellt. Je später die Früchtchen keimten, desto mehr wich das Ergebnis vom Zahlenverhältnis der Geschlechter ab, das die am raschesten keimende, grösste Portion der Früchtchen gab, und zwar zu Gunsten der *Weibchen*. F. HABERLANDT sah darin einen Beweis für eine grössere Sterblichkeit der Männchen; näher liegt es aber, an eine grössere Keimungsgeschwindigkeit der männlichen Früchtchen zu denken. Der Versuch ist leider mit viel zu wenig Individuen angestellt, so dass die Ergebnisse einer statistischen Kritik, wie wir sie seit JOHANNSEN auszuüben gewohnt sind, nicht Stand halten. Weitere Versuche (von

Heyer, Fisch, Muth und Sprecher), alle ebenfalls mit zu kleinen Zahlen, gaben zum Teil bestätigende, zum Teil widersprechende Resultate. Ich habe sie an anderer Stelle (1919) kurz besprochen und will hier nicht nochmals auf sie eingehen.

Mit *Melandrium*-Samen habe ich drei Versuchsreihen — 1922, 1924 und 1926 — angestellt. Ich bespreche aber hier nur die letzte, weil sie den grössten Umfang hat und das gleichmässigste Material betrifft. Von den früheren erwähne ich nur, dass auch in Familien, die fast nur aus Weibchen bestanden (weil sie von thelygenen Männchen abstammten), die Männchensamen deutlich rascher keimten als die Weibchensamen. Doch ist es hier natürlich schwer, genügend grosse Zahlen zu bekommen.

Für die letzten Versuche wurden zwei Männchen, 4512 A und 4514 A, und 7 Weibchen, 4494 III, 4499 II, 4504 I für 4512 A und 4494 V, 4508 I, 4511 III und 4513 III für 4514 A, verwendet. Diese 9 Versuchspflanzen waren alle Geschwister, denn sie waren mit dem Pollen desselben Männchens am nämlichen Weibchen erzeugt worden, stammten aber aus verschiedenen Kapseln, deren Inhalt getrennt ausgesät worden war. Daher die verschiedenen Versuchsnummern der Geschwister.

Die Bestäubungen wurden 1925 bei jedem Weibchen teils reichlich (mit dem Pollen einer ganzen Anthere), teils spärlich (mit wenig Pollen) ausgeführt. Im Folgenden braucht aber auf die Wirkung der Konkurrenz — Zunahme der Weibchen mit Zunahme der Pollenmenge — keine Rücksicht genommen zu werden. Handelt es sich doch für uns nur darum, festzustellen, ob von den *gegebenen* männlichen und weiblichen Samen beide gleich rasch oder die einen schneller als die andern keimen.

Von jedem der Väter stammen 25 Einzelversuche. Ich muss es mir aber versagen, die Ergebnisse dieser 50 Versuche getrennt wiederzugeben, und mich darauf beschränken, immer die mit *einem* Elternpaar angestellten zusammenzufassen, sodass es sieben Versuchsgruppen giebt. Weiterhin lassen sich dann die Gruppen, bei denen das gleiche Männchen beteiligt ist, zu zwei Hauptgruppen vereinigen. Wollte man aber weiter gehen und auch diese beiden Hauptgruppen zusammenziehen, so würde das, wie wir sehen werden, ein auffallendes Ergebnis verwischen.

Jeder Einzelversuch umfasst den Inhalt *einer* Fruchtkapsel oder

den von zwei, einzeln sogar von drei Kapseln, wenn in Folge der sparsamen Bestäubung die Samenzahl in einer gar zu gering ausgefallen war. Jeder Versuch sollte mindestens 200 Samen umfassen. Die 7 Weibchen konnten nicht gleichmässig beiteiligt werden; sie lieferten zwischen 3 und 11 Einzelversuche, wie aus der zweiten Spalte der Tabelle 1 a zu ersehen ist.

Die ausgezählten Samen wurden in grosse Petrischalen auf Filtrierpapier ausgelegt, das mit 0,2 proz. Knopscher Nährlösung gut angefeuchtet worden war. Ich fand es vorteilhaft, (nach dem Vorgange E. PRINGSHEIMS) *graues* Fliesspapier zu verwenden, das nass schwarz aussieht. Von dem dunklen Grund heben sich die hervortretenden Keimwurzeln schärfer ab, und ihre Länge lässt sich dann besser beurteilen. Doch legte ich auf das graue Fliesspapier immer noch eine Scheibe weisses dünnes Filtrierpapier; der Grund sieht dann grau aus. Es wurden immer je 10 Versuche auf einmal angesetzt, je 5 aus jeder Hauptgruppe, die ersten am 14. I., die letzten am 6. III.

Die Schalen kamen ans Licht in das wärmste Gewächshaus des Institutes zu stehen. Das verdunstende Wasser wurde mit abgekochtem Leitungswasser ersetzt.

Die Samen mussten in der Reihenfolge, in der sie keimten, aufgenommen werden und wurden zur weiteren Entwicklung in Töpfe gebracht, deren sterilisierte Erde mit einer dünnen Schicht Torfmull bestreut worden war, und die mit Glasscheiben gedeckt wurden.

Im übrigen konnte man hierbei in doppelter Weise verfahren. Entweder werden die Samen, die an jedem Tag (oder anfangs in kürzeren Zeiträumen) gekeimt waren, auch weiterhin getrennt gelassen. Diesen Weg hatte seinerzeit FR. HABERLANDT bei seinem Versuch eingeschlagen. Oder man bringt die Samen in ihrer Keimungsfolge (aber ohne Rücksicht auf das Datum) in einige Klassen, die unter sich möglichst gleich gross sind, zum Beispiel in vier. Das erste Viertel enthält dann die zuerst gekeimten, das zweite spätere, das dritte noch spätere und das vierte den Rest. Da aber die Zahl der keimenden Samen nicht im Voraus bestimmbar ist, bleibt nichts anderes übrig als die Grösse der Klasse nach der Zahl der tauglich aussehenden Samen zu bestimmen. Das ist, wenn wie bei *Melandrium* (unter richtiger Behandlung und bei gutem Material) 80 bis fast 100 Prozent keimen, kein ernstlicher Fehler.

Ich habe diesen zweiten Weg gewählt, schon deshalb, weil ich für die zu beantwortende Frage wenigstens annähernd gleich grosse Klassen für vorteilhaft hielt. Er hat aber den Nachteil, dass man sehr

oft die Samen, die an einem Tag gekeimt haben, in zwei verschiedene Klassen bringen muss, wobei man sich nur an die Länge des Keimwürzelchens halten und im Einzelfall im Zweifel bleiben kann, ob dieser oder jener Same noch in die höhere Klasse kommen soll.

Gegen den ersten Weg sprach vor allem das sehr ungleiche Verhalten, das die Einzelversuche zeigten, und das um so auffallender war, als die Bedingungen ja für alle möglichst gleich gemacht waren.

Die Keimung begann am 2. oder 3. Tag nach dem Auslegen der Samen und erreichte bald das Maximum, um dann immer langsamer zu werden. Um sie wieder anzuregen verwendete ich die bekannten Kunstgriffe: Temperaturwechsel, starke Abkühlung unter 0° und sehr verdünnte Salzsäure (0,3 Proz.), die ich während 2 bis 3 Stunden wirken liess, alles mit einem gewissen Erfolg. — Einige Male war das dritte Viertel (75 Proz.) der Samen schon am 4. Tage, ohne jeden Eingriff, gekeimt, in anderen Fällen nach wiederholter Behandlung erst am 30. oder 31. Tage. Einmal wurde diese Grenze während einer fast 50-tägigen Versuchsdauer überhaupt nicht ganz erreicht.

Ob viel oder wenig Pollen zur Bestäubung verwendet worden war, hat dabei keinen deutlichen Einfluss. Wahrscheinlicher ist ein solcher der Eltern. Aber selbst zwischen dem Inhalt der Kapseln ganz gleicher Herkunft kommen sehr grosse Unterschiede vor. 75 Proz. der für gut erachteten Samen waren gekeimt: von dem Elternpaar 4494 III und 4512 A (11 Einzelversuche) frühestens am 9., spätestens am 26. Tag (M = 20); von dem Elternpaar 4499 II und 1512 A (8 Einzelversuche) frühestens am 10., spätestens nach dem 50. Tag (M = 16); von dem Elternpaar 4511 III und 4514 A (11 Einzelversuche) frühestens am 4., spätestens am 12. Tag (M = 7); vom Elternpaar 4513 III und 4514 A (8 Einzelversuche) frühestens am 5., spätestens am 18. Tag (M = 11).

Wahrscheinlich waren die Reifungsvorgänge vor der Ernte und der Zustand bei der Ernte von Einfluss. — Stockte die Keimung dauernd, nachdem mehr als 75 Prozent der Samen gekeimt waren, so wurde der Versuch abgebrochen. Die übriggebliebenen Samen wurden, soweit sie noch gut waren, ebenfalls auf Erde und Torfmull gelegt. Es keimte dann oft noch ein gutes Teil davon, die aber später von den übrigen des letzten Viertels nicht getrennt gehalten wurden. Die Zahl der *pikierten* Pflänzchen konnte so in Klasse 4, trotz einiger Verluste, etwas grösser sein, als die der beobachteten Keimlinge während der Versuchsdauer.

Ging die Keimung langsam vorsich, so wurde für diesselbe Klasse

TABELLE 1 a.

Eltern	Zahl d. Vers.	Samen			1. gekeimt					2. pikiert				
		gut	frag.	gtb	n	1. V.	2. V.	3. V.	4. V.	n	1. V.	2. V.	3. V.	4. V.
A. ♂ 4512 A														
I. ♀ 4494 III	11	2746	1	91	2483	698	698	683	404	2282	654	675	612	341
II. ♀ 4499 II	8	2255	0	23	2011	562	572	555	322	1995	553	563	521	358
III. ♀ 4504 I	6	1416	4	23	1329	359	349	354	267	1232	346	326	331	229
Zusammen ...	25	6417	5	137	5823	1619	1619	1592	993	5509	1553	1564	1464	928
Proz. d. gekeimt. Sa.		—	—	—	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**94,61**	**95,9**	**96,6**	**92,0**	**93,5**
B. ♂ 4514 A														
IV. ♀ 4494 V	3	834	0	13	800	207	207	207	179	771	205	193	201	172
V. ♀ 4508 I	3	937	0	27	890	233	233	233	191	899	226	232	225	216
VI. ♀ 4511 III	11	3598	1	105	3446	896	896	896	758	3458	875	885	885	813
VII. ♀ 4513 III	8	2295	46	160	2180	571	571	571	467	2168	565	563	566	474
Zusammen ...	25	7664	47	305	7316	1907	1907	1907	1595	7296	1871	1873	1877	1675
Proz. d. gekeimt. Sa.		—		—	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**99,71**	**98,1**	**98,2**	**98,4**	**105,0**

TABELLE 1 b.

Eltern	3. ausgepflanzt					4. erwachsen				
	n	1. V.	2. V.	3. V.	4. V.	n	1. V.	2. V.	3. V.	4. V.
A. ♂ 4512 A										
I. ♀ 4494 III......	2129	626	631	551	321	2066	606	607	538	315
II. ♀ 4499 II	1894	540	544	468	342	1847	525	531	450	341
III. ♀ 4504 I	1180	336	317	311	216	1141	331	310	296	204
Zusammen	5203	1502	1492	1330	879	5054	1462	1448	1284	860
Proz. d. gekeimt. Sa.	**89,35**	**92,8**	**92,2**	**83,5**	**88,5**	**86,50**	**90,8**	**89,4**	**80,07**	**86,6**
B. ♂ 4514 A										
IV. ♀ 4494 V.	762	202	190	200	170	760	197	190	197	176
V. ♀ 4508 I.........	887	219	229	224	215	875	217	226	216	216
VI. ♀ 4511 III......	3257	844	853	818	742	3113	807	809	781	716
VII. ♀ 4513 III......	1979	484	499	530	466	1756	417	436	464	439
Zusammen	6885	1749	1771	1772	1593	6504	1638	1661	1658	1547
Proz. d. gekeimt. Sa.	**94,11**	**91,7**	**92,9**	**92,9**	**99,9**	**88,90**	**85,9**	**87,1**	**86,9**	**97,0**

ein zweiter, eventuell ein dritter Topf zur Aufnahme der gekeimten Samen bestimmt, damit die Keimlinge im selben nicht zu ungleich gross würden. — Nach einiger Zeit wurden sie mit Erde überstreut, später in Kisten pikiert, dann ausgepflanzt.

Endlich wurde, als sie blühten, ihr Geschlecht bestimmt. Das war eine einfache Arbeit, denn die Eltern waren so gewählt worden, dass keine Zwitter vorkamen. Bei der letzten hier berücksichtigten Aufnahme (vom 12. VIII) waren noch nicht alle bestimmbar, sodass die Zahl der bestimmten (Tabelle 2) etwas hinter der der überhaupt vorhandenen (Tabelle 1 b, 4) zurückbleibt. Bei der Hauptgruppe A (♂: 4512 A) fehlen noch 239, etwa 4,7 Proz., und bei der Hauptgruppe B (♂: 4514 A) 158, etwa 2,4 Proz. der erwachsenen Pflanzen. Das 1. bis 3. Viertel sind ungefähr gleich stark beteiligt, das 4. Viertel stärker. (Hauptgruppe A: 60 + 43 + 55 + 81, Hauptgruppe B: 17 + 24 + 23 + 94). Diese Pflanzen, zum guten Teil Trotzer, hätten, wenn sie noch berücksichtigt worden wären, an dem Ergebnis nichts irgend wesentliches geändert. Nach Erfahrungen, die ich früher gemacht habe (1918, 1921), wäre vielleicht die Prozentzahl der Männchen (in allen Klassen) etwas vergrössert worden, weil die »Trotzer» meist *um ein Weniges* mehr Männchen geben, als die im ersten Jahr blühenden Pflanzen.

Tabelle 1 a und b bringt die Ergebnisse bis zu der Untersuchung der blühenden Pflanzen.

Zuerst die Zahl der Samen, die bei dem Auszählen vor der Aussaat in drei Gruppen gebracht worden waren: gute, fragliche und »grosstaube» (normal grosse, aber mehr oder weniger faltige, gewöhnlich nicht keimfähige). Eine ganz sichere Bestimmung nach dem Aussehen ist jedoch nicht möglich, und so kam es bei einigen wenigen Einzelversuchen vor, dass im letzten Viertel die Zahl der gekeimten Samen etwas grösser war, als die der Samen, die als gut beurteilt worden waren, und nach denen die Viertel gebildet wurden.

Die nächsten Spalten (1) enthalten die Zahl der Samen, die während der Versuchsdauer direkt als gekeimt festgestellt worden waren. Die drei ersten Klassen sind nicht immer ganz gleich gross ausgefallen, wie beabsichtigt war, weil beim Abgrenzen derselben dreimal ein Fehler vorkam, der nachträglich nicht mehr verbessert werden konnte. Für das Ergebnis ist das aber ganz bedeutungslos.

Die folgenden Spalten (2) enthalten die Zahl der pikierten Keimlinge. Wenn sie in dem vierten Viertel grösser ist, als die der gekeimten (Gruppe II, V, VI, VIII), so beruht das darauf, dass ein Teil

der Samen, nach Abbruch der Versuche, noch gekeimt war, und dieser Zuwachs den geringen Verlust, der inzwischen eingetreten war, überstieg.

Die nächsten Spalten enthalten die ausgepflanzten Sämlinge (3) und die erwachsenen Pflanzen (4), sowohl diejenigen, die geblüht haben, als die noch nicht bestimmbaren und die Trotzer, alles zusammen.

Das Ergebnis der Auszählung der blühenden Pflanzen ist in Tabelle 2 zusammengestellt.

TABELLE 2.

Eltern	Gezählt.	Keimlinge	Blühende Pflanzen									
			insges.		1. Viertel		2. Viertel		3. Viertel		4. Viertel	
			n	Proz. ♀	n	Proz. ♀	n	Proz. ♀	n	Proz. ♀	n	Proz. ♀
A. ♂ 4512 A												
I. ♀ 4494 III	2483	1936	**63,7**		569	**52,3**	587	**68,0**	510	**67,5**	270	**69,3**
m	—	—		**± 1,09**	—	**± 2,1**	—	**± 1,9**	—	**± 2,1**	—	**± 2,8**
II. ♀ 4499 II	2011	1786	**68,1**		514	**60,9**	517	**65,4**	433	**73,4**	322	**77,3**
m	—	—		**± 1,47**	—	**± 2,2**	—	**± 2,1**	—	**± 2,1**	—	**± 2,3**
III. ♀ 4504 I	1329	1093	**71,7**		319	**57,7**	301	**71,4**	286	**79,0**	187	**85,0**
m	—	—		**± 1,47**	—	**± 2,8**	—	**± 2,6**	—	**± 2,4**	—	**± 2,6**
Zusammen ...	5823	4815	**67,16**		1402	**57,06**	1405	**67,75**	1229	**72,75**	779	**76,88**
m	—	—		**± 0,68**	—	**± 1,34**	—	**± 1,25**	—	**± 1,28**	—	**± 1,52**
B. ♂ 4514 A												
IV. ♀ 4494 V	800	708	**60,3**		196	**41,8**	188	**63,3**	194	**69,6**	130	**70,0**
m	—	—		**± 1,84**	—	**± 3,5**	—	**± 3,5**	—	**± 3,4**	—	**± 4,0**
V. ♀ 4508 I	890	866	**50,9**		217	**26,7**	223	**50,7**	214	**61,2**	212	**65,6**
m	—	—		**± 1,70**	—	**± 3,0**	—	**± 3,3**	—	**± 3,3**	—	**± 3,3**
VI. ♀ 4511 III	3446	3093	**53,2**		803	**30,9**	804	**51,6**	778	**62,3**	708	**70,2**
m	—	—		**± 0,90**	—	**± 1,6**	—	**± 1,8**	—	**± 1,7**	—	**± 1,7**
VII. ♀ 4513 III	2180	1679	**54,1**		405	**36,3**	422	**50,2**	449	**60,8**	403	**68,5**
m	—	—		**± 1,22**	—	**± 2,4**	—	**± 2,4**	—	**± 2,3**	—	**± 2,8**
Zusammen ...	7316	6346	**53,91**		1621	**32,80**	1637	**52,47**	1635	**62,68**	1453	**69,08**
m	—	—		**± 0,63**	—	**± 1,17**	—	**± 1,23**	—	**± 1,20**	—	**± 1,21**

Vor allem sieht man sehr deutlich, *dass das erste Viertel Samen, also die am raschesten keimenden, stets die geringste Prozentzahl Weibchen gegeben haben, das zweite Viertel mehr Weibchen, das dritte noch mehr, und das vierte am meisten.*

Das tritt nicht nur hervor, wenn man die beiden Hauptgruppen betrachtet, die nach den bestäubenden Männchen gebildeten wurden; es zeigt sich auch bei jedem einzelnen der 7 Elternpaare. Die einzige, gar nicht schwer wiegende Ausnahme bildet das Paar I, bei dem im dritten Viertel die Zahl der Weibchen um 0,5 Proz. geringer ist als in dem zweiten Viertel.

Die Differenz beträgt, mit ihrem mittleren Fehler, in Prozenten bei der

	Zwischen Viertel		
	1. und 2.	2. und 3.	3. und 4.
Hauptgruppe A	$10{,}69 \pm 1{,}83$	$4{,}50 \pm 1{,}79$	$4{,}13 \pm 1{,}98$
Hauptgruppe B	$19{,}67 \pm 1{,}70$	$10{,}16 \pm 1{,}72$	$6{,}30 \pm 1{,}70$

Die Differenz ist also in allen Fällen grösser als ihr doppelt genommener mittlerer Fehler, bis zu mehr als 10-mal so gross.

Der Mittelwert für die Weibchen ist in der Hauptgruppe A 67,16 Proz.; die einzelnen Viertel weichen davon ab: I — 10,10 (statt höchstens 3. $\pm$ 1,14), II + 0,59, III + 4,09, IV + 9,22 (statt höchstens 3. $\pm$ 1,68). Bei der Hauptgruppe B beträgt der Mittelwert für die Weibchen 53,91 Proz.; die einzelnen Viertel weichen davon ab: I — 21,11 (statt höchstens 3. $\pm$1,23), II — 1,44, III + 8,72, IV + 15,12, (statt 3. $\pm$ 1,31).

Beide Berechnungsweisen zeigen mit aller Sicherheit, dass kein Zufallsergebnis vorliegt. Bei der Versuchsgruppe B ist alles noch ausgesprochener, als bei der Gruppe A. Schuld daran ist wohl weniger ihr grösserer Umfang als ein Unterschied zwischen den beiden Vätern, die, obwohl sie Brüder sind, sich auch sonst unterscheiden, wie wir bald sehen werden.

Der Einwand, eine grössere Sterblichkeit der *Männchen* vor, bei und nach der Keimung sei an dem Ergebnis schuld, wäre ganz ungerechtfertigt. Tabelle 1 a und b, die gerade deshalb so ausführlich gehalten ist, zeigt zwar, dass ein Teil der Samen nicht keimte, und dass von den gekeimten manche eingingen, bevor sich das Geschlecht feststellen liess. Aber der Verlust trifft alle vier Klassen annähernd gleich stark. Besonders bei den drei ersten ist er auf allen Stadien ungefähr gleich gross, und doch ist gerade die Differenz der Prozentzahlen für die Weibchen zwischen der ersten und zweiten Klasse besonders auffällig. Die vierte, die ja in mancher Beziehung besondere

Verhältnisse bietet, lassen wir hier ausser Betracht, obschon für sie ganz das gleiche gilt.

Fig. 1 zeigt sehr gut, wie mit dem Ansteigen der Zeit, die bis zum Beginn der Keimung verstreicht, die Prozentzahl der Weibchen ansteigt.

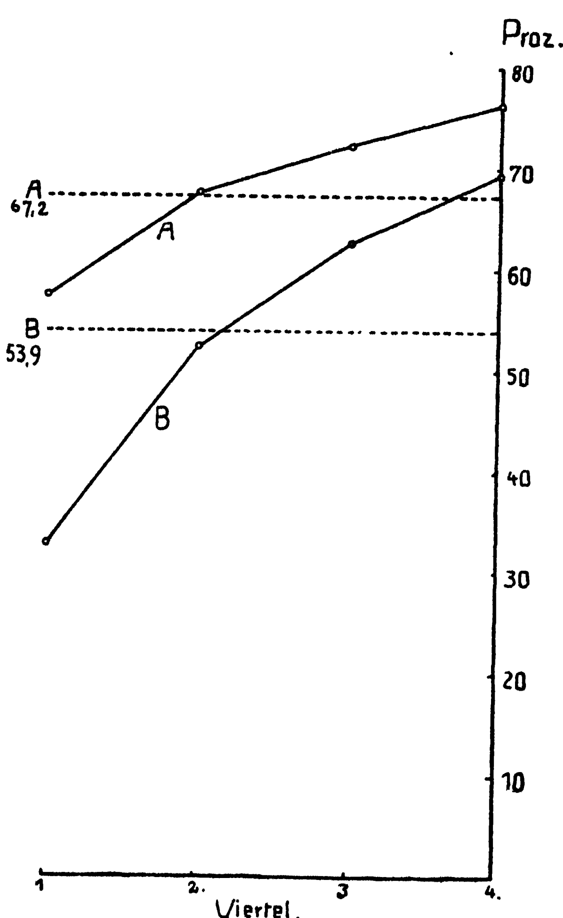


Fig. 1. Zunahme der Weibchen mit Abnahme der Keimungsschnelligkeit in den beiden Hauptversuchsgruppen: A (Männchen 4512 A) und B (Männchen 4514 A). Die Mittelwerte, aus allen vier Klassen berechnet, sind gestrichelt eingetragen.

Man sieht, wie auffällig ähnlich die beiden Kurven verlaufen, erst rasch, dann immer langsamer ansteigend, ohne dass eine *genaue* Parallelität bestünde.

An der Abbildung fällt noch ein zweites Resultat sehr deutlich auf, das auch einiges Interesse beanspruchen darf: Die beiden Männchen 4512 A und 4514 A verhalten sich hinsichtlich der Prozentzahl Weibchen, die sie hervorgebracht haben, sehr deutlich verschieden. Alle Werte der Versuchsgruppe B liegen unter denen der Versuchsgruppe A. Das ist schon bei den Mittelwerten für die einzelnen Untergruppen zu sehen; bei B schwanken sie zwischen 50,9 und 60,3 Proz., bei A zwischen 63,7 und 71,7 Proz. Weibchen. Der Mittelwert für die Hauptgruppe A ist aber 67,16 $\pm$ 0,68 Proz., der für die Hauptgruppe B 53,91 $\pm$ 0,63 Proz.; die Differenz macht 13,15 $\pm$ 0,83 Proz. aus, ist also etwa 16-mal grösser als ihr mittlerer Fehler.

Da ein Teil der Samen, die für die Versuche verwendet wurden,

durch reichliche Bestäubung, ein anderer durch sparsame erzeugt worden war, und reichliche Bestäubung mehr Weibchen giebt als sparsame, liegt der Einwand nahe, dass bei den beiden Hauptgruppen die Konkurrenz unter den Pollenkörnern ungleich stark gewesen sei. Dann könnte die eine auch mehr Weibchen geben als die andere, bei völlig gleicher Beschaffenheit der beiden Männchen. Die Konkurrenz war aber gleich stark. Jede Hauptgruppe umfasst gleich viel Einzelversuche mit viel Pollen (je 9) und wenig Pollen (je 16), und in der Hauptgruppe A waren 65,4 Proz. der verwendeten Samen durch spärliche Bestäubung entstanden, in der Hauptgruppe B 64,1 Proz., also praktisch gleich viel.

Durch die vorliegende Untersuchung ist, soweit ich die Literatur kenne, zum ersten Mal das schnellere Keimen der Samen des einen Geschlechtes bei einer getrenntgeschlechtigen Species einwandfrei nachgewiesen worden. Gilt diese Feststellung zunächst auch nur für *Melandrium*, so macht sie doch sehr wahrscheinlich, dass die Angaben in der Literatur, beim Hanf sei das Gleiche der Fall, richtig sind, obschon sie sich auf zu wenig umfangreiche Versuche stützen.

Ein anderer physiologischer Unterschied zwischen den beiden Geschlechtern kommt bei *Melandrium* in Hinsicht auf die Schnelligkeit vor, mit der die Pflanzen zum Blühen kommen. Wenigstens sprechen schon früher veröffentlichte Beobachtungen (1919, 1921), wie schon erwähnt (S. 39), dafür, dass unter den »Trotzern», die erst im zweiten Jahre blühen, gewöhnlich mehr *Männchen* vorhanden sind, als unter den schon im ersten Jahre blühenden Pflanzen. Eigenartig ist dabei, dass es die Männchensamen sind, die im Durchschnitt *rascher* keimen, die die durchschnittlich etwas *später* blühenden Pflanzen geben. Ein solches Nichtparallelgehen der Schnelligkeit der Keimung und der Blütenreife ist mir auch bei anderen Objekten aufgefallen.

ERGEBNISSE.

1) Die Männchensamen von *Melandrium* keimen im Durchschnitt wesentlich rascher als die Weibchensamen.

2) Zwei Männchen, die Brüder sind, können ein sehr deutlich verschiedenes Zahlenverhältnis der Geschlechter in ihrer Nachkommenschaft veranlassen.

Herrn Dr. E. SCHRATZ, Fräulein M. FASSHAUER und Fräulein ILSE ZIMMERMANN, die mir bei den Versuchen und Berechnungen geholfen haben, spreche ich auch an dieser Stelle meinen besten Dank aus.

ZITIERTE LITERATUR.

1. CORRENS, C. 1919. Die Absterbeordnung der beiden Geschlechter einer getrenntgeschlechtigen Doldenpflanze (*Trinia glauca*). Biol. Zentr.-Blatt, 39, S. 105. (Ges. Abh. S. 950.) Dort weitere Literatur.
2. — 1918. Fortsetzung der Versuche zur experimentellen Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. Sitzb. d. Preuss. Akad. d. Wissensch., S. 1175. (Ges. Abh. S. 925.)
3. — 1921. Zweite Fortsetzung, Ebenda, S. 330. (Ges. Abh. S. 1109.)
4. HABERLANDT, F. 1877. Welche Einflüsse bedingen das Geschlecht der Hanfpflanzen? Fühlings landw. Zeitg., 26, S. 881.
5. RENNER, O. 1917. Versuche über die gametische Konstitution der Önotheren. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererbungslehre, 18, S. 121 u. f.

GESCHLECHTSGEBUNDENE VERERBUNG VON ICHTHYOSIS SIMPLEX (VULGARIS) IN EINER SCHWEDISCHEN BAUERNSIPPE

VON *H. LUNDBORG*
UPPSALA

ALS Ichthyosis (Fischschuppenkrankheit, »Fischhaut») bezeichnet man eine erbliche, erst in den ersten beiden Lebensjahren auftretende und während des ganzen Lebens fortbestehende Entwicklungsstörung der Haut. Neben mangelhafter Tätigkeit der Talg- und Schweissdrüsen bildet eine allgemeine, übermässige Hornbildung das wesentliche Kennzeichen der Erkrankung. Die Haut ist trocken, fühlt sich rauh an und ist mit feinen, weisslichen, bezw. grauen bis schwärzlichen, lose anhaftenden Schuppen bedeckt, die sich am Rande abheben oder aufrollen.

Es gibt mehrere, verschiedene Formen von Ichthyosis. Die gewöhnlichste ist Ichthyosis simplex (s. vulgaris). Bei dieser Form sind meist die Streckseiten der Gliedmassen, weniger Rumpf und Gesicht und nur sehr selten Handteller, Fussohlen und Gelenkbeugen angegriffen. Die Krankheit, welche unheilbar ist, befällt meistens beide Geschlechter gleich häufig.

Die sogenannte Ichthyosis congenita s. foetalis, die sich rezessiv vererbt, hat mit Ichthyosis simplex nichts zu tun.

Diejenige Form, welche in der schwedischen Bauernsippe vorkommt und welche ich beobachtet und zum Ausgangspunkte vorliegenden Aufsatzes gewählt habe, ist Ichthyosis simplex. Die verschiedenen Fälle, die mit einander genau übereinstimmen, sind nicht nur von mir sondern auch von mehreren andern Ärzten diagnostiziert worden. Die Krankheit zeigt sich erst im zweiten oder dritten Lebensjahre und hat typischen Verlauf. Die Eltern der Kranken sind in keinem der Fälle mit einander verwandt gewesen. Die Krankheit tritt, soweit bekannt ist, nicht in andern Sippen derselben Gegend auf.

Wie aus der Literatur über die Erblichkeit der Ichthyosis simplex hervorgeht, pflegt sich die Krankheit dominant zu vererben. Ein sicher

beobachteter Fall rezessiv-geschlechtsgebundener Vererbung wurde meines Wissens bisher nirgends beschrieben. Es gibt freilich einige wenige andere, obgleich recht ungewöhnliche Hautkrankheiten, die sich auf diese Weise vererben. Als Hautkrankheiten derartiger Vererbungsweise nennt SIEMENS (1921), der insbesondere der Erblichkeit von Hautkrankheiten eingehende Untersuchungen gewidmet hat, Anidrosis, bullöse Dystrophie, Keratosen mit Hypertrichosis, und Albinismus localisatus.

In der schwedischen Ichthyosissippe vererbt sich die Krankheit typisch geschlechtsgebunden, wie folgender Stammbaum zeigt.

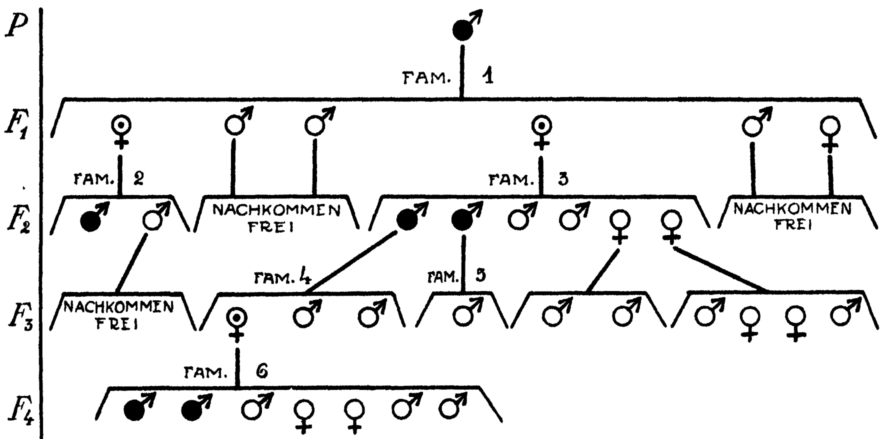


Fig. 1. Geschlechtsgebundene Vererbung von Ichthyosis simplex.

Erklärung der Symbole:

♂ Behaftet. Mann.

♀ Konduktor. Frau.

♂, ♀ Nicht behaftet. Mann, Frau.

Betrachtet man diesen Stammbaum etwas näher, so findet man, dass Ichthyosis in sechs Familien und zwar in folgender Verteilung vorkommt:

In *Familie 1* war der Stammvater behaftet. Die sechs Kinder (drei Söhne und drei Töchter) sind alle von der Krankheit frei. Die Nachkommen der Söhne sind nicht behaftet. Von den drei Töchtern müssen zwei Heterozygote (Konduktoren) gewesen sein, denn sie haben kranke Söhne.

In *Familie 2* kommt die Krankheit bei einem der beiden Söhne

vor. Die Nachkommen des andern sind nicht behaftet. Die Mutter muss Konduktor gewesen sein.

In *Familie 3* ist die Mutter Konduktor. Sie hat sechs Kinder, vier Söhne und zwei Töchter. Bei zweien der Söhne tritt die Krankheit auf. Beide Töchter sind verheiratet: Die ältere hat zwei Söhne und diese sind nicht von der Krankheit befallen; die jüngere hat vier Kinder, zwei Knaben und zwei Mädchen, die alle von der Krankheit frei sind.

In *Familie 4* ist der Vater behaftet. Die Familie hat drei Kinder. Von diesen sind die beiden Knaben nicht behaftet, das Mädchen ist Konduktor.

In *Familie 5* ist der Vater behaftet. Die Familie hat nur ein Kind, einen Knaben, der frei von der Krankheit ist.

In *Familie 6* ist die Mutter Konduktor. Sie hat sieben Kinder, nämlich fünf Knaben und zwei Mädchen. Zwei der Knaben sind von der Krankheit befallen.

Der Stammbaum zeigt also Folgendes:

1. *nur männliche Individuen sind behaftet*;
2. *sämtliche Kinder der Erkrankten sind von der Krankheit frei*;
3. *keiner der Nachkommen nicht von der Krankheit befallener Männer behaftet;*
4. *nur Töchtersöhne der Erkrankten (ungefähr 50 %) sind befallen*; es gibt drei derartige Familien (nämlich die Familien 2, 3 und 6); in denselben wurden zusammen 11 Söhne geboren; von diesen sind fünf behaftet.
5. *Töchter erkrankter Männer sind in drei Fällen Konduktoren (Heterozygote) gewesen.*

Schliesslich danke ich aufs freundlichste dem Chirurgen Herrn Dr. Axel Pettersson (Uppsala), der mich auf die geschilderte Sippe aufmerksam gemacht hat.

LITERATUR.

1. Alvarez de Linera, A. 1878. De l'Ichthyose. Thèse. Paris.
2. Baur-Fischer-Lenz. 1923. Grundriss der menschlichen Erblichkeitslehre und Rassenhygiene, Bd. I—II. München.
3. Gassmann, A. 1904. Histologische und klinische Untersuchungen über Ichthyosis und ichthyosisähnliche Krankheiten. Wien und Leipzig.
4. Jakobi-Zieler. 1924. Lehrbuch und Atlas der Haut- und Geschlechtskrankheiten. Berlin und Wien.

5. JUST, G. 1926. Spezielle Vererbungslehre. Im Handbuch von BRUGSCH und LEWYS: Die Biologie der Person. Berlin.
6. LEVEN. 1922. Stammbaum einer Ichthyosisfamilie nebst Bemerkungen über die Vererbungsart der Ichthyosis. Arch f. Dermatol. u. Syphilis, Bd. 139.
7. SIEMENS, H. W. 1921. Über rezessiv-geschlechtsgebundene Vererbung bei Hautkrankheiten. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis, Bd. 136.
8. THIBIERGE, G. 1901. Art. »Ichthyose» in: La Pratique dermatologique.

PECULIAR GENETIC RESULTS DUE TO ACTIVE GAMETOPHYTE FACTORS

BY *E. M. EAST*
HARVARD UNIVERSITY, BUSSEY INSTITUTION

GRADUALLY geneticists are learning that the laws of heredity formulated earlier are special cases. They describe the ordinary or most frequent distributions of hereditary characters. Probably no satisfactory general law of inheritance can ever be stated. The units of heredity, located in the chromosomes, are the genes, of which little is known physically beyond a rough spatial determination based on chromosome size at the first metaphase of gametogenesis in *Drosophila melanogaster,* and found by MORGAN to be of the same general order as the larger organic molecules. Knowledge of heredity is based on the correlation between the observed distribution of packets of these units in the chromosomes and the distribution of distinguishable characters in populations arising from controlled matings. The perfect correlation between these two sets of facts gives a consistent and logical genetic system, just as the relation between atomic distribution and the behavior of compounds gives a rational system of chemistry; but in either case a generalized statement of the complete possibilities of the system must be too diffusely categorical to be particularly useful.

The so-called law of segregation, for example, retains the early implication of concrete units undisturbed in their identity by varied associations with other units in the germplasm; but the idea of a double set of hereditary factors, serially homologous, becoming two separate sets by the required choice of *one* of each pair of factor mates, has broken down. This assumed law does hold with great regularity, because this sort of thing is what occurs most often in sexual reproduction: but exceptions are numerous. Irregularities in chromosome behavior have been found resulting in actual loss of units or of unit-groups, or in the duplication or triplication of parts of chromosomes, of whole chromosomes, or of sets of chromosomes. There are also cases, particularly when species differing in chromosome number have been crossed, in which there is mating between certain chromosomes that are apparently homologous, but in which the remaining chromosomes

are distributed very irregularly. As genetic work becomes more and more intense such discoveries are so frequent that they cause no particular stir; and though no other facts have been so valuable in establishing the chromosome theory of heredity, they have induced a marked change in our ideas of the phenomenon of segregation.

Similarly the second law of MENDEL, chance recombination of genes has been found to be an incomplete expression of the facts. Complete linkage, incomplete linkage, and other ways of transmitting packages of genes of various sizes to the daughter cells, have become commonplace. With the analysis of such cases has come a better understanding of genetics, but the old statement of the law will no longer serve.

Finally, it is to be noted that chance mating of gametes is a law no more adequate than the other two. I stated some four years ago (EAST, 1922) in a *resumé* of genetic progress that ten laws might be formulated from the then known facts of genetics. The tenth and last law was this: »There is no selective fertilization between complementary, compatible, functional gametes.» The idea meant to be covered by this sentence is, of course, that the ordinary differences in gametic constitution found within a species form no basis for preferential mating. If there is equal opportunity, fertilization takes place by chance. Clearly this state of affairs is what is generally found, otherwise the progeny ratios in pedigree culture experiments would not coincide so well with the theoretical expectancy for chance matings, otherwise one would not expect to find so many cases of lethal combinations. Nevertheless there may be exceptions to this rule as stated, and there certainly are apparent exceptions to it because of differential opportunities for gametic matings.

A general survey of genetic facts leads one to believe that ordinarily genes do not begin to function actively until the life cycle of the diploid generation commences, but exceptions to this rule are being discovered rapidly. They are especially frequent in the higher plants where the behavior of the male gametophyte is such that it can be influenced by factors active at this period, thus leading to selective fertilization and to results which therefore differ from those usually obtained. No comparable cases have been analyzed in animals, but there is no reason for believing that these phenomena are characteristic only of the plant world. Cross-fertilization in the self-sterile Ascidian, *Ciona intestinalis*, is probably dependent upon special opportunity being given to particular sperms due to their genetic constitution; and even

the excess of male births invariably found in the human race may be due to greater activity of male-producing sperm.

CORRENS (1917) was the first to evoke a differential gametic activity due to active gametic factors as an explanation of the deficiency of male plants (*Ff*) in crosses between *Lychnis dioica* L. (*Melandrium rubrum* GAR.) and *L. alba* MILL. (*M. album* GAR.). Pollen-tubes having the constitution *F* grew more rapidly in the stylar tissue of the female plant *FF* than those having the constitution *f*. In a later paper (1922) he showed that sex distribution in *Rumex acetosa* L. yields to a similar interpretation.

RENNER (1919, 1921 a) and HERIBERT-NILSSON (1923), working with *Oenothera*, and JONES (1920, 1922, 1924) working with maize, explained deviations from expected ratios by the assumption of differential pollen-tube growth; and JONES, by a critical experiment, showed that this was in fact the case.

RENNER (1921 b) has also proved that in *Oenothera* selective development among the four megaspores disturbs the ratios obtained. The upper two megaspores, nearest the micropyle, are produced by the first maturation division, and may differ in constitution from the lower two megaspores. Since the uppermost megaspore regularly develops into the embryo sac, it alone can be fertilized: but the lowermost megaspores, if they have the proper constitution, may overcome this handicap.

BRIEGER (1926) has shown that the results of BLAKESLEE (numerous papers) and of BURGEFF (1924) on species from the *Phycomycetes*, and of KNIEP (1923) and BRUNSWIK (1924) on species from the *Basidiomycetes* yield very readily to an interpretation which postulates gametic factors which promote or which inhibit certain matings, such as is found in the higher plants. The case in the *Phycomycetes* is not different from what we ordinarily think of as a simple sex differentiation with preference of what BLAKESLEE calls plus strains or minus strains, except that there is an opportunity for testing the mating tendencies of plus strains with plus strains and minus strains with minus strains that is lacking in the higher plants. Occasionally illegitimate unions occur, which may possibly be due to the removal of some kind of a block to fertilization, although they can also be interpreted in other ways. But in the *Basidiomycetes* forms were found by KNIEP and by BRUNSWIK which differed by a series of multiple allelomorphs. The most complex reactions that were investigated can be resolved if one assumes that a mycelium $a_1b_1a_2b_2$ forms the four types of spores, a_1b_1, a_1b_2, a_2b_1 and a_2b_2 and of these four types only those which

differ in both loci can mate. That is to say, a_1b_1 can mate with a_2b_2, and a_1b_2 can mate with a_2b_1; but no other matings are possible.

Somewhat comparable to the state of affairs in *Phycomycetes* are the mating reactions in *Ectocarpus* as investigated by HARTMANN (1925) and in *Dasycladus* as investigated by JOLLOS (1926). In both cases illegitimate unions were sometimes observed, as if a block to fertilization had vanished. JOLLOS apparently was able to remove the block to fertilization by treating the gametes of a weak minus plant with the filtrate from a plus plant. He was then able to obtain a union with other minus strains, while no matings occurred with plus strains. Changes in compatibility also occurred toward the end of the growing season, a phenomenon common in self-sterile Angiosperms (EAST and PARK, 1917).

Various conclusions of considerable importance may be drawn from these data. They bear upon the origin and development of sex, upon the rôle of cross-fertilization in evolution, upon the relation between sporophyte and gametophyte, upon gametophyte physiology, and upon several other problems. But these matters cannot be considered at this time. What I wish to discuss here is a series of new genetic ratios which have resulted from the activity of gametophyte factors, with the hope that they may be helpful in the analysis of similar data.

The experimental evidence forming the basis of the interpretations to be presented comes from an extended train of studies on the self-sterile species *Nicotiana alata* LK. and OTTO and *Nicotiana Forgetiana* HORT. SAND., and their hybrids, which are usually known in horticultural circles as *Nicotiana Sanderæ*. Self-sterility studies have been carried on in my laboratory at the Bussey Institution of Harvard University since 1910, and a number of papers have been issued to record the results; but a wholly satisfactory factorial analysis of the behavior of self-sterile plants was not published until 1925 (EAST and MANGELSDORF, 1925). Additional material has been analyzed in two later papers (EAST, 1926; EAST and MANGELSDORF, 1926). No numerical results will be cited, but it should be emphasized that every ratio reported has been obtained experimentally, not once but several times.

The reason why these studies ought to prove helpful to others is because the results are comparatively uncomplicated by extraneous variables, due to the fact that in the strains of *Nicotiana* used, the difference between compatible matings is complete, — i. e. under ordinary circumstances incompatible matings produce no seed.

Such material is unusual. Ordinarily the block to fertilization which produces the difference between an incompatible and a compatible union is incomplete. It is a quantitative difference. This is true whether the block is one which inhibits or prevents the entrance of the sperm, as in *Ciona intestinalis* and possibly in certain algæ and fungi, or whether it is a question of the rapidity of pollen-tube growth, as is the case with self-sterile Angiosperms. Normally, in incompatible *Nicotiana* matings, the pollen-tubes grow slowly and with great uniformity, at a rate which would necessitate a flower »life» of 18 or 20 days for fertilization. But there is no block to fertilization if the pollen-tube has the opportunity of reaching the micropyle. In compatible matings, on the other hand, the pollen-tubes show a constantly accelerated growth, the growth-curve simulating that of an autocatalytic reaction (EAST and PARK, 1918). Fertilization occurs in about 3 days. Clearly any conditions which extend the »life» of the flower or accelerate the rate of pollen-tube growth in an incompatible mating, tend to promote fruitfulness in such unions; and I have called such fruitfulness »pseudo-fertility». In practice, »pseudo-fertile» unions can be obtained with most of the self-sterile strains of *Nicotiana* used by pollinating the young bud, and this method of manipulation has proved very useful to us during the progress of the experiments. But unfortunately, material which is serviceably for self-sterility studies and similar experiments in other respects is often so »pseudo-fertile» under ordinary conditions that an analysis of the results is very difficult without a good working hypothesis as a guide. This is because the average difference in time required for incompatible pollen-tubes and for compatible pollen-tubes to reach the micropyle is so small that the frequency distributions of the two types overlap each other.

By selecting the material advantageously and by growing it under such favorable conditions that pseudo-fertility is eliminated, it has been possible to isolate seven multiple allelomorphs which control the behavior of self-sterile plants in crosses with each other. These allelomorphs have been termed $S_1, S_2 \ldots$ etc. No second locus for self-sterility has been found. One cannot say, of course, that no other loci exist; but if such is the case, the plants with which we have dealt are homozygous for these loci.

Inheritance in these cases is of the ordinary Mendelian type so far as segregation is concerned, but there is not equal opportunity for male nuclei of every genetic constitution to effect fertilization. For

this reason the progeny-ratios found are different from those ordinarily obtained in Mendelian inheritance.

A plant having the genetic constitution S_1S_2 is fertile reciprocally with a plant having the constitution S_1S_3, but the resulting progeny are different in the two cases. Plant S_1S_2 pollinated with pollen from the plant S_1S_3 produces two classes of progeny in equal numbers, — one class identical with that of the male parent and sterile with it reciprocally, and one class unlike the classes of either the male or the female parent and hence fertile reciprocally with them. When the reciprocal cross is made, that is to say when the plant S_1S_3 is pollinated with pollen from the plant S_1S_2, again two classes of progeny are produced in equal numbers, and again one class is identical with that of the male parent (this time S_1S_2), while the other class is different from either parent and fertile with both.

These extraordinary results are explained by the assumption that a plant affords stimulation only to pollen which bears a sterility factor different from that by which the plant itself is characterized. This particular postulate was made because it would still hold if a second locus affecting self-sterility and cross-sterility were to be discovered. At present, since the existence of only one locus has been proved, it might equally well be assumed that growth of a pollen-tube in which the nuclei bear a sterility factor identical with one borne by the female is inhibited. The physiological implications of the two assumptions are different; but so far as factorial analysis is concerned one postulate is as good as the other.

A large series of pedigree cultures has been analyzed; and, as was stated above, seven allelomorphs have been isolated. The ordinary type of plant found in our cultures is naturally heterozygous; and the factor S_1 is the most common. The usual type of mating, therefore, is $S_1S_2 \times S_1S_3$, where one sterility factor is common to both plants, which gives equal sized classes S_1S_3 and S_2S_3. The reciprocal cross, $S_1S_3 \times S_1S_2$, results in equal sized classes which prove to be S_1S_2 and S_2S_3. The usual result then in crosses of this kind is the production of two equal sized groups, one of which proves to be identical with the male and one of which is always different from the female parent. These results are obtained because in the first case S_3 pollen is stimulated to the exclusion of S_1 pollen, and in the second case S_2 pollen is stimulated to the exclusion of S_1 pollen.

When both plants are heterozygous and one sterility factor is common to both, therefore, the results of reciprocal crosses are unlike.

$S_1S_2 \times S_1S_3$ gives S_1S_3 plus S_2S_3, and
$S_1S_3 \times S_1S_2$ gives S_1S_2 plus S_2S_3.

The greatest number of intra-sterile, inter-fertile classes that can be obtained from a single mating is when the two parents have no effective sterility factor in common, and in this case the results of reciprocal crosses are identical as in ordinary Mendelism. When plant S_1S_2 is crossed with plant S_3S_4, four equal sized classes are produced which can be proved by proper testing to have the formulæ S_1S_3, S_1S_4, S_2S_3 and S_2S_4. These four classes are different from the classes of either parent and are therefore fertile reciprocally with them.

It follows, therefore, that when both plants are heterozygous and have no sterility factors in common, the results of reciprocal crosses are alike.

$S_1S_2 \times S_3S_4$ gives S_1S_3 plus S_1S_4 plus S_2S_3 plus S_2S_4.

As noted above, it is possible by special methods — pollination of a very young bud is usually effective — to obtain selfed seed from one of these heterozygous classes. If, for example, a plant having the formula S_1S_2 is selfed under these special conditions, three classes of plants result as would be expected in the case of any ordinary monohybrid, since neither type of pollen grain has an advantage over the other. Two new sterility groups S_1S_1 and S_2S_2 are obtained in equal numbers plus an equal total number of S_1S_2 plants which are identical with plants of the mother-class and sterile with them. A new phenomenon comes to light here. Plants S_1S_1 can be shown to be different from plants S_2S_2 because they are fertile together; but when they are crossed together with either type as the mother, a single class results which is different from either parent and which can be proved by the proper tests to be identical with the class of the grandparent S_1S_2. Furthermore, while each of these homozygous classes is fertile as female with the grandparent S_1S_2, both are sterile with it as males; and when seed is obtained from the mating of either class used as female with the grandparent, again only one class is obtained which proves to be the same as that of the grandparent.

This apparently anomalous result is perfectly simple. S_1S_1 plants will naturally cross reciprocally with S_2S_2 plants because the factors are unlike, and every individual produced will be of the formula S_1S_2 which is the class of the grandparent. S_1S_1 pollen will not function on S_1S_2 plants, however, because of the presence of the S_1 factor in the

female; and S_2S_2 pollen will not function either because of the presence of the S_2 factor in the female. On the other hand, in the cross $S_1S_1 \times S_1S_2$, the entire resulting progeny belong to the class S_1S_2 because only S_2 pollen functions on S_1 ovules; and likewise in the cross $S_2S_2 \times S_1S_2$ all the resulting progeny are S_1S_2 because only the S_1 pollen functions on the S_2 ovules.

By manipulations such as these, homozygous forms of several of the allelomorphs have been obtained, and have been used in the detection of other allelomorphs and in testing for the existence of a second locus. Several of the allelomorphs are partially lethal when in the homozygous condition; and S_3S_3 modifies the whole plant structure. This latter type produces functional pollen, but has produced no seed after numerous matings with plants belonging to the various classes. It should be mentioned in passing that BRIEGER and MANGELSDORF (1926) have shown that S_1, S_2 and S_3 is each linked with a certain flower-color factor, and give similar cross-over values.

Self-fertilizations of heterozygous plants made in the young buds result in normal Mendelian combinations except when the homozygous combinations are lethal. S_1S_2 selfed in young bud yields S_1S_1 plus 2 S_1S_2 plus S_2S_2. But S_3S_4 selfed in young bud might yield S_3S_3 plus 2 S_3S_4 owing to the death of all S_4S_4 plants. Or, S_3S_4 selfed in young bud might yield only S_3S_4 plants because of the death of all S_3S_3 and S_4S_4 plants. The other possibilities are as follows:

$S_1S_1 \times S_2S_2$ fertile reciprocally, yield only S_1S_2
$S_1S_2 \times S_1S_1$ sterile
$S_1S_2 \times S_2S_2$ sterile
$S_1S_1 \times S_1S_2$ yield only S_1S_2
$S_2S_2 \times S_1S_2$ yield only S_1S_2

There are still other ratio distortions which may be obtained under special conditions. For example, at the extreme end of the flowering season a flower may be retained on the plant a sufficient length of time to allow a few incompatible pollen-tubes to function — that is, pollen-tubes may function which bear factors identical with those found in the female. Let us suppose that a plant having the formula S_1S_2 is to be crossed with one having the formula S_3S_4. If castration is perfect and there is no contamination when the cross is made, four types of progeny are obtained in equal numbers as stated earlier, S_1S_3 plus S_1S_4 plus S_2S_3 plus S_2S_4, and the result of a reciprocal cross will be the same. But suppose that in either of these cases con-

tamination occurs. Additional classes may then be obtained. We will assume that in the cross $S_1S_2 \times S_3S_4$ a small amount of pollen of the female which has the constitution S_1S_2 falls by accident on the stigma and functions. Three additional classes unlike the four ordinarily obtained will occur in small numbers S_1S_1, S_1S_2 and S_2S_2. The homozygous classes will each be sterile as males upon any of the class bearing the same allelomorph, yet any of the heterozygous classes will function as males upon them owing to the stimulation afforded to the allelomorph which is different. Similar complications in the case of foreign pollen or self-pollen which may function under special conditions can be figured out by anyone who is interested.

The results to be expected after making the various matings described in this paper have been set down as hypothetical cases. Actually they are not hypothetical. They are, in truth, accurate reports of the results obtained from some thousands of crosses. But in this we have been fortunate. Material as satisfactory as the *Nicotiana* species that we have used is rare. In many self-sterile species the normal difference in rate of growth between »compatible» and »incompatible» pollen-tubes is small. Pseudo-fertility is common, and when it occurs frequently the results are to be analyzed only with difficulty. If, however, investigators working on the subject of self- and cross-sterility, who are unable to obtain material which is wholly satisfactory, will keep in mind the results that have been obtained in *Nicotiana* and use them as the basis of a working hypothesis, I am convinced many of the seemingly chaotic data obtained and reported on self-sterile plants can be resolved into a semblance of order.

LITERATURE CITED.

1. Brieger, F. G. 1926. Mendelian factors producing selective fertilization. Amer. Nat., 60, pp. 183—191.

1 a. Brieger, F. G. and Mangelsdorf, A. J. 1926. Linkage between a flower color factor and self-sterility factors. Proc. Nat. Acad. Sci. 12, pp. 248—255.

2. Brunswik, H. 1924. Untersuchungen über die Geschlechts- und Kernverhältnisse der Hymenomycetengattung *Coprinus*. Bot. Abhandl., 5, 152 pp.

3. Burgeff, H. 1924. Untersuchungen über Sexualität und Parasitismus bei Mucorineen I. Bot. Abhandl. 4, 135 pp.

4. Correns, C. 1917. Ein Fall experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. Sitzungsber. d. preussischen Akad. d. Wiss. 51, pp. 658—717.

5. — 1922. Geschlechtsbestimmung und Zahlenverhältnis der Geschlechter beim Sauerampfer (*Rumex acetosa*). Biol. Zentralbl. 42, p. 465—480.

6. EAST, E. M. 1922. As genetics comes of age. Jour. Her., 13, pp. 207—214.

7. — 1926. The physiology of self-sterility in plants. Amer. Jour. Physiol. (In press).

8. EAST, E. M. and MANGELSDORF, A. J. 1925. A new interpretation of the hereditary behavior of self-sterile plants. Proc. Nat. Acad. Sci. 11, pp. 166—171.

9. — 1926. Studies on self-sterility VII. Heredity and selective pollen-tube growth. Genetics, 11. (In press).

10. EAST, E. M. and PARK, J. B. 1917. Studies on self-sterility I. The behavior of self-sterile plants. Genetics, 2, pp. 509—609.

11. — 1918. Studies on self-sterility II. Pollen-tube growth. Genetics 3, pp. 353—366.

12. HARTMANN, M. 1925. Untersuchungen über relative Sexualität. Biol. Zentralbl. 45, p. 449—467, fig. I.

13. HERIBERT-NILSSON, N. 1923. Zertationsversuche mit Durchtrennung des Griffels bei *Oenothera Lamarckiana.* Hereditas, IV, pp. 177—190.

14. JOLLOS, V. 1926. Untersuchungen über die Sexualitätsverhältnisse von *Dasycladus claveformis.* Biol. Zentralbl. 46, p. 279—295.

15. JONES, D. F. 1920. Selective fertilization in pollen mixtures. Biol. Bull., 38, pp. 251—289.

16. — 1922. Selective fertilization and the rate of pollen-tube growth. Biol. Bull., 43, pp. 167—174.

17. — 1924. Selective fertilization among the gametes from the same individuals. Proc. Nat. Acad. Sci., 10, pp. 218—221.

18. KNIEP, H. 1923. Über erbliche Änderungen von Geschlechtsfaktoren bei Pilzen. Zeitschr. f. ind. Abstamm. u. Vererb., 31, pp. 169—183.

19. RENNER, O. 1919. Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Oenotheren. Zeitschr. f. Botan., 11, pp. 306—380.

20. — 1921 a. Das Rotnervenmerkmal der Oenotheren. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 39, pp. 264—270.

21. — 1921 b. Heterogamie im weiblichen Geschlecht und Embryosackentwicklung bei den Oenotheren. Zeitschr. f. Bot., 13, pp. 609—621.

CHROMOSOME NUMBERS IN DRABA

BY *O. HEILBORN*
STOCKHOLM

SEVERAL years ago the author began a study of the chromosome numbers of some critical Scandinavian and Arctic forms of the genus *Draba*, which Mrs. ELISABETH EKMAN had put under culture during her taxonomic studies of the genus. The purpose of the investigation was a cytological examination of the taxonomic limitation of the species and, especially, to find out whether *D. rupestris* and *D. magellanica* are to be distinguished from each other also in chromosome number, and whether both are uniform species. Later on Mrs. EKMAN has considerably enlarged these cultures by sowings from seeds, collected principally by herself during frequent journeys, to Greenland among other countries. Thus a more complete examination has been made possible. Almost all fixings have been taken from these cultures. Some others of the examined forms have been found growing in Bergianska trädgården (Hortus Bergianus) at Stockholm. In the fixing I have continually used CARNOY'S fluid; some fixings have been made by Mrs. EKMAN herself (with CARNOY) during a journey in Dovre (Norway) in the summer 1925. Before going any further I wish to express my best thanks to Mrs. EKMAN, who in this way has supplied most of the material investigated.

The investigation, as pointed out above, was started in order to try to test the limits of the species and their uniformity with the aid of their chromosome numbers. Besides this I have had in view to contribute in some measure to the characteristics of the genus. The chromosomes have been counted in the pollen mother-cells (P. M. C. in the following), and, where nothing else is stated, in the heterotypic metaphases. The following points of view ought to be observed in this connection. If two similar forms are seen to have different chromosome numbers it is a proof that these forms are different, and ought to be separated; if they have the same chromosome number they may notwithstanding this fact be found to be different. Moreover, if a species is seen to consist of several forms with different chromosome numbers this shows that the species is not homogeneous but consists

of several different types; if again the species all through shows the same number, it may yet be of a very heterogeneous composition. The limitation of this working method lies in this circumstance.

In the following I shall in the first place give a summary of the forms hitherto examined, as well as their haploid chromosome numbers.

1. *Draba nivalis* LILJEBL. from Hjerkinhö in Dovre (Norway). In

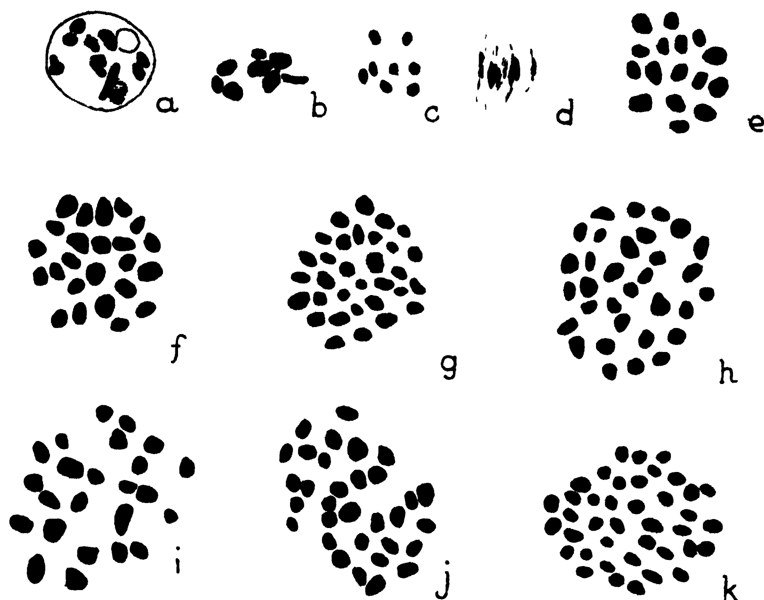


Fig. 1. Heterotypic metaphases in P. M. C. (a is a diakinesis). a *Draba nivalis* (No. 1), b *D. fladnizensis* (No. 2), c and d *D. fladnizensis* × *nivalis* (No. 3), e *D. incana* (No. 5), f *D. rupestris* (No. 12), g *D. magellanica *borea* (No. 15), h *D. magellanica *borea* var. *lutescens* (No. 18), i *D. magellanica *cinerea* var. *brachysiliqua* (No. 21), j *D. condensata* (No. 22), k *D. unalaschkiana* (No. 24). × 2900.

some diakineses of the P. M. C. about 8 chromosomes were counted. X = about 8.

2. *D. fladnizensis* WULF from Kongsvold, Dovre (Norway). X = about 8.

3. *D. fladnizensis* × *nivalis* (= *D. curtisiliqua* ZETT.) from Hjerkinhö, Dovre (Norway). This hybrid has entirely abortive seeds. It is therefore rather strange that the reduction division is seen to be perfectly normal with 8 gemini, and regularly four cells in each pollen tetrad. The young freshly-formed, unripe pollen-grains seem also to be quite normal. The chromosome number of the hybrid confirms that the number of both the parental species is 8. Sterile hybrids

with a normal reduction division are rather exceptional. Among hitherto known cases may be mentioned *Mirabilis Jalapa* × *tubiflora*, according to TISCHLER, certain *Vitis*-hybrids, according to DORSEY, and others (cf. TISCHLER 1925). Such cases — although certainly rather rare — show of course the limitation of the cytological method of discovering hybrids.

4. *D. incana* L. f. *hebecarpa* LINDBL. from Funäsdalen in the province of Härjedalen (Sweden). X = 16.

5. *D. incana* L. f. *hebecarpa* LINDBL. (»f. minor») from Tofte in Dovre (Norway). X = 16. This specimen had been suspected as a hybrid with *D. rupestris*, but the cytological examination shows that this in all probability is not the case (compare below). It has the same chromosome number as the other examined specimens of the same species, while *D. rupestris* has 24 chromosomes.

6. *D. incana* L. f. *hebecarpa* LINDBL. from Jebrenjock at Torne Träsk in Lapland (Sweden). X = 16.

7. *D. incana* L. marked with I (unknown origin). X = 16.

8. *D. rupestris* R. BR., LINDBL. f. *leiocarpa* from Norway, probably from Kongsvold in Dovre. X = 24.

9. *D. rupestris* R. BR., LINDBL. f. *leiocarpa* from Leirdalen in Jotunheimen (Norway). In the diakineses about 22—25 chromosomes were counted. X probably = 24.

10. *D. rupestris* R. BR., LINDBL. f. *hebecarpa* from the Botanical Garden of Edinburgh. X = about 23, probably 24. It is not known from where this specimen had been taken when brought into the garden, but it is, according to Mrs. EKMAN, a Scotch type to judge from its characters.

11. *D. rupestris* R. BR., LINDBL. f. *hebecarpa* from Saxvallsklumpen in the province of Jämtland (Sweden). X = 24.

12. *D. rupestris* R. BR., LINDBL. f. *hebecarpa* from Godhavn, Greenland. X = 24.

13. *D. cacuminum* ELIS. EKM., one specimen in Hortus Bergianus. This specimen is a Norwegian one, and emanates from specimens which Mrs. EKMAN herself has collected at Knudshö in Dovre (Norway). It has not been possible to decide with any certainty the exact chromosome number. I counted 30 chromosomes in the two best metaphases, and it may be said that the haploid number is at least 28.

14. *D. alpina* L. from Norra Knudshö, Dovre (Norway). X = about 31, probably 32.

15. *D. magellanica* LAM. subsp. *borea* ELIS. EKM. from Kerkevare in Lapland (Sweden). X = 32. Typical specimen!

16. *D. magellanica* LAM. subsp. *cinerea* (ADAMS) ELIS. EKM. var. *dovrensis* (FR.) ELIS. EKM. from Kongsvold in Dovre (Norway). X = 32. Typical specimen!

17. *D. magellanica* LAM. probably subsp. *borea* ELIS. EKM. from Umanak, Greenland. X = 32.

18. *D. magellanica* LAM. subsp. *borea* ELIS. EKM. var. *lutescens* ELIS. EKM. from Atanidkerluk, Greenland. X = 32. This strange form has quite yellow petals with blue-violet coloured sepals when young, later dark green coloured. It is exactly like the *borea*-form from Kerkevare in other respects; it differs from the latter form in the pigmentation only (the Lapland form having cream-coloured petals and light-green sepals).

19. A form from Spitzbergen resembling *D. magellanica* LAM. subsp. *cinerea* (ADAMS) ELIS. EKM. X = 40. This form is somewhat different from the typical *cinerea*-form in so far as it has simple hairs on the fruit-stalks. From *D. magellanica* var. *dovrensis* it differs in having some scanty simple hairs on the surface of the leaves besides stellulate hairs and a slender stem growth. Besides this, the petals are pure white (the Scandinavian *magellanica*-forms have cream coloured petals).

20. *D. magellanica* LAM. subsp. *borea* ELIS. EKM. from Godhavn, Greenland. X = about 39, probably 40.

21. *D. magellanica* LAM. subsp. *cinerea* (ADAMS) ELIS. EKM. var. *brachysiliqua* (MELA) ELIS. EKM. from the island Mäkisalo in Ladoga (Karelen, Finland). X = 24. The difference between this form and the typical *cinerea* (in Kuusamo, Finland) is that the former has shorter pods with only 5—9 seeds in each loculus, while the typical *cinerea* has 9—15 seeds in each loculus. The anthers contain 20 % of shrivelled pollen (cf. Mrs. EKMAN 1917). Mrs. EKMAN has put forth the supposition that this form is a hybrid race originating from a cross between *D. magellanica* subsp. *cinerea* and *D. rupestris* f. *altaica* (BUNGE) LEDEB., or (according to verbal information) some other Arctic form belonging to the group of *D. rupestris*. The cytological investigation has not revealed any hybrid character of the reduction division; the chromosome number is, on the other hand, the same as that of *D. rupestris*. The hybrid question is discussed below in another connection. The typical *cinerea*-form from Kuusamo has not been cultivated by Mrs. EKMAN, as hitherto no fertile seed has been accessible.

22. *D. condensata* (LANGE) (*D. hirta condensata* LANGE pro parte) from Umanak, Greenland. X = 32. This is a *condensata*-form of *D. magellanica**borea*, which on the whole agrees with the latter species.

23. *D. borealis* DC., in Hortus Bergianus, of unknown origin, but probably from Asia. X with the greatest probability = 40. This form has been considered as belonging to *D. magellanica*, for instance by Mrs. EKMAN (1917) with some hesitation. However, according to Mrs. EKMAN'S verbal information, she now considers it rather to belong to the *D. unalaschkiana*-group. POHLE has recently (1925) expressed the same opinion. The latter species and kindred forms are decidedly coarser and have coarser hairs than *D. magellanica*.

24. *D.* cf. *unalaschkiana* DC. in Hortus Bergianus, where it has been bred from seeds, collected in Kamtsjatka by E. HULTHÉN (under the herbarium number 2809). X = 40. According to a determination by Mrs. EKMAN this form belongs to *D. unalaschkiana*, or is at least closely related to the latter species.

From the above it is evident that the chromosome numbers within the genus *Draba* form the series 8, 16, 24, 32, 40. Deviations from this series have not as yet been established with any certainty. The reduction division is normal in all the examined forms. A summary of the results is given in the following table:

	X
Draba fladnizensis	8
» *nivalis*	8
» *fladnizensis* × *nivalis*	8
» *incana*	16
» *rupestris*	24
» *cacuminum*	about 30
» *alpina*	probably 32
» *condensata*	32
» *magellanica*	24, 32, 40
» cf. *unalaschkiana*	40

The question raised concerning the relationship between *D. rupestris* and *D. magellanica* may thus be answered so that the former species is cytologically uniform, while the latter consists of three cytological types. It is further seen that with regard to the chromosome numbers *D. magellanica* does not always distinguish itself from *D. rupestris*. It should be pointed out, however, that most of the *magel-*

lanica-forms, which best match the species-type, have 32 chromosomes. The question as to the limitation of these two species has been the subject of much discussion. Thus the different forms of *D. magellanica* have sometimes been separated under special species-names, they have sometimes been put together with *rupestris*-forms under the name *D. hirta*, and so on (cf. Mrs. EKMAN 1917). GILG (1908) considers the Antarctic *D. magellanica* to be quite different from the northern circumpolar »*Draba hirta* L.» as a rule, although certain specimens may resemble each other so much that they scarcely are to be distinguished from each other. Mrs. EKMAN (1917) refers all the tall Scandinavian forms with several cauline leaves and only (or almost exclusively) stellulate hairs on the rosette leaves to *D. magellanica*. She considers the Antarctic *D. magellanica* nearly related to the variety *dovrensis*; it is not known whether they have the same chromosome number, but this question would of course be very interesting to settle.

In the author's opinion it is clear that, judging from the cytological examination, the two species *D. rupestris* and *D. magellanica* ought not to be confounded. The chromosome numbers seem rather to point to the existence of 4 different types of which one is *D. rupestris*, and one a typical (Scandinavian) *D. magellanica* with 32 chromosomes. Besides this there exists one *magellanica*-type which has 40, and one which has 24 chromosomes. It should be observed that *magellanica*-forms with 32 chromosomes are known from Sweden, Norway, and Greenland, while forms with 40 chromosomes have been found on Greenland and Spitzbergen. The form with 24 chromosomes comes from eastern Finland. This points to the possibility that the *D. magellanica*-forms with 40 chromosomes represent a special Arctic type which perhaps ought to be separated under a new specific name. At least some of the forms differ from one another also in their exterior. It is, however, at present impossible to say whether a decided connection between chromosome number and exterior characters is to be found, that is: if in Nature or in herbaria any differences by ocular inspection can be found between forms of *D. magellanica* with different chromosome numbers. So far all the forms may still be kept together as one species. These different forms may, besides, very well be closely related in spite of their different chromosome numbers.

That within the same species different forms have chromosome numbers forming a series of at least partly multiple numbers is rather rare. Some cases have, however, been met with. It is of great interest that such a case is found in *Erophila* (*Draba*) *verna*, where WINGE

(1925, p. 319) has found microspecies with the numbers 7, 15, and 35 (the latter number, however, not determined with certainty). Here one might imagine a 7-series with certain deviations. In this connection it should be pointed out that *Erophila* evidently has another basic number than *Draba*. As to other cases see TISCHLER 1921—22, p. 609. Most of these cases represent di- and tetraploid forms of one and the same species, which evidently may both contain exactly the same genes, the one form having a double, the other a fourfold set. That such forms may be genetically connected and simply put in the same species is evident. The interpretation of such form-series, where the chromosome numbers form a series of multiples, the origin of which has to be explained with the help of crosses according to WINGE's scheme (WINGE 1917), is more difficult. As to *D. magellanica* the series 24, 32, 40 may have arisen out of two primitive forms, one with 16 and the other with 24 haploid chromosomes. A 16-chromosome form as the hypothetical parental species of *D. magellanica* is at present difficult to point at. A 24-chromosome *magellanica*-form, possibly of primitive nature, is the var. *brachysiliqua*. The parental species of *D. magellanica* may besides very likely now be extinct. Furthermore, only a fraction of all the *magellanica*-forms has been examined cytologically. The species is spread over four continents, Europe, Asia, North America and Southern South America, and comprises probably cytologically a greater number of different races than those known at present.

As to the debated hybrid character of *D. magellanica* subsp. *cinerea* var. *brachysiliqua* and the above mentioned form of *D. incana* from Tofte, it may safely be said that no positive evidence of the hybrid nature of these forms has been brought into light by the cytological examination. As the *D. incana*-form is found to have exactly the same chromosome number as other *incana*-forms and a quite normal reduction division the hypothesis of its hybrid nature may simply be dismissed as utterly improbable. It is more difficult to express any opinion as to the *D. magellanica*-form, as this form no doubt has certain hybrid-characteristics, above all a rather high percentage of inferior pollen. It is, however, not impossible to think that a *magellanica*-race may exist, which shows some features of *D. rupestris*, without leading its origin back to a cross between the latter species and a typical 32-chromosome *D. magellanica*. Qualities characteristic of *D. rupestris* might appear in other species as well without necessitating the supposition of crossings with the above mentioned species. It

should also be kept in mind that all *Draba*-species with higher chromosome numbers have probably arisen through crossings according to WINGE's scheme. The hypothesis of WINGE has during these last years gained a certain confirmation from several recent investigations (above all those of CLAUSEN and GOODSPEED 1925). However, the possi-

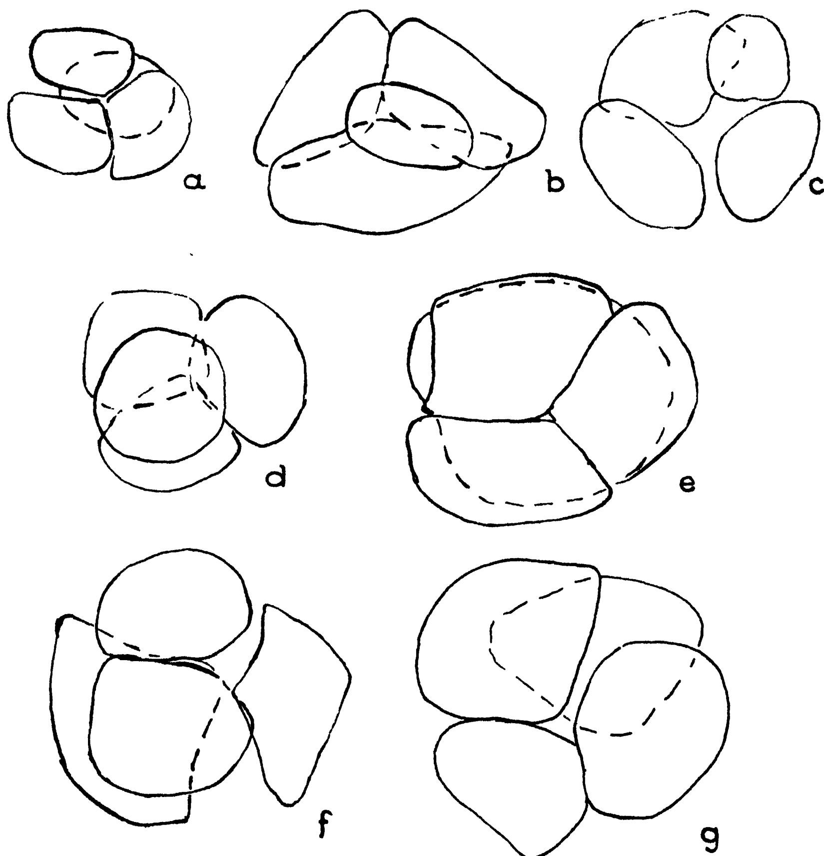


Fig. 2. Pollen tetrads. a *Draba nivalis* (No. 1), b *D. fladnizensis* (No. 2), c *D. fladnizensis* × *nivalis* (No. 3), d *D. incana* (No. 4), e *D. rupestris* (No. 12), f *D. magellanica* **borea* (No. 15), g *D. unalaschkiana* (No. 24). × 2900.

bility of a new constant race with 24 haploid chromosomes, arisen through a cross between one species with 24 and another one with 32 chromosomes, is not excluded. This would then have taken place through elimination of all univalent chromosomes in later hybrid generations resulting in a new race with 24 chromosomes and with partly new qualities. KIHARA (1924) has, in F_4 of a cross between

Triticum durum (X = 14) and *T. vulgare* (X = 21), obtained specimens with 14 haploid chromosomes, which also showed a great resemblance with the 14-chromosome parental species *T. durum*. The origin of such a 24 chromosome *D. magellanica* in this way is no doubt possible; positive proofs, however, are entirely wanting. The author wishes to point out that hybrid interpretations on purely taxonomic grounds should be done with care. Such interpretations are as a rule reliable only when the hybrid is quite sterile; it may then with great probability be referred to the F_1-generation. It is in this case intermediate between the parental species, while later generations may show all possible new combinations of the characters.

Concerning the rest of the examined species it should only be pointed out that *D. cacuminum* differs as to its chromosome number from *D. rupestris*. *D. cacuminum* was separated by Mrs. EKMAN from the *rupestris*-group and raised to the rank of a new species (1917), but this has probably been looked upon with some doubt by certain systematists. My investigation has shown that its chromosome number differs from that of *D. rupestris*, thus confirming the correctness of the view of Mrs. EKMAN.

In conclusion I wish to point out that within this genus a certain relation between the chromosome number and the stature possibly exists, the tallest of the examined species (*D. magellanica* and *D. unalaschkiana*) generally having 32 or 40 chromosomes, the smallest (*D. fladnizensis* and *D. nivalis*) having 8 chromosomes. The latter species have also very small cells and pollen sacs. *D. cacuminum*, however, has a high number in spite of its small size. A comparison between the pollen tetrads of some of the examined species is shown in Fig. 2. I have tried as much as possible to figure tetrads of the same age (as young as possible). The figures show that, on the whole, the size of the cells increases with rising chromosome number.

The author hopes to be able to continue this investigation.

Botanical Institute, University of Stockholm, April, 1926.

LITERATURE CITED.

1. CLAUSEN, R. E. and GOODSPEED, T. H. 1925. Interspecific hybridization in *Nicotiana*. II. A tetraploid *glutinosa-tabacum* hybrid, an experimental verification of WINGE'S hypothesis. Genetics, 10.

2. EKMAN, ELISABETH. 1917. Zur Kenntnis der nordischen Hochgebirgs-*Drabae*. Kungl. Sv. Vet.-Ak. Handl., 57, No. 3.

3. GILG, E. 1908. Über die Verwandtschaftsverhältnisse und die Verbreitung der amerikanischen Arten der Gattung *Draba*. Bot. Jahrb. für Syst., Pflanzengesch. und Pflanzengeogr., 40, Beiblatt 90.
4. KIHARA, H. 1924. Cytologische und genetische Studien bei wichtigen Getreidearten mit besonderer Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen und die Sterilität in den Bastarden. Mem. Coll. Sc., Kyoto Imp. Univ., Ser. B, No. 1, Art. 1.
5. POHLE, R. 1925. Drabae asiaticae. Systematik und Geographie nord- und mittelasiatischer Draben. Rep. spec. nov. regni. veg., Beibl. XXXII.
6. TISCHLER, G. 1921—22. Allgemeine Pflanzenkaryologie. Berlin, Bornträger.
7. — 1925. Die cytologischen Verhältnisse bei pflanzlichen Bastarden. Bibl. Genet., I.
8. WINGE, Ö. 1917. Studier over Planterigets Chromosomtal og Chromosomernes Betydning. Medd. Carlsbergs Lab., 13.
9. — 1925. Contributions to the knowledge of chromosome numbers in plants. La Cellule, XXXV.

ÜBER EINE AUS OENOTHERA SUAVEOLENS DURCH BASTARDIERUNG GEWONNENE HOMOZYGOTISCHE LUTESCENS-FORM

VON *O. RENNER*
JENA

Aus der Verbindung *flavens . rubens* = *rubiflava* aus *Oenothera suaveolens* × *biennis* oder reziprok spaltet bei Selbstbestäubung, wie Oehlkers (1923, S. 235) und ich (1925, S. 24) mitgeteilt haben, eine *lutescens* (de Vries) = *let-flavens . x-flavens* heraus, d. h. eine fast homozygotische Form, bestehend aus einem unveränderten *flavens*-Komplex und einem abgeänderten *flavens*, in dem der Letalfaktor *let* durch einen Faktor *x* aus *rubens* ersetzt ist. Diese *lutescens* hatte in F_2 spitze Blütenknospen und Blätter, spaltete aber in F_3 bei Selbstbestäubung Individuen mit stumpfen Knospen und Blättern ab (1925, S. 28, Nr. 62). Dass nicht schon in F_2 auch stumpfknospige Individuen gefunden wurden, ist wohl nur Zufall. Es ist schon die Vermutung ausgesprochen worden, dass der Faktor *x* mit dem rezessiven, stumpfe Knospen und Blätter bedingenden Gen *sp* von *rubens* identisch sei, und entsprechend der Letalfaktor *let* von *flavens* identisch mit *Sp*, dem Gen, das spitze Kelch- und Laubblätter hervorruft, und dass wenn dem so ist *x-flavens* in der *sp-lutescens* homozygotisch verwirklicht werden könne (1925, S. 24). Die Vermutung ist geprüft worden und hat sich bestätigt.

Zur Technik der Experimente sei bemerkt, dass es zweckmässig ist, die *rubiflava* und damit die *lutescens* mit dem Plasma von *Oe. muricata* auszustatten statt mit solchem von *Oe. biennis* oder *suaveolens*, weil die gewünschten Verbindungen nur so genügend kräftig ausfallen (1924, S. 323). Das wäre rasch zu erreichen etwa durch eine Verbindung nach dem Schema (*muricata* × *suaveolens*) *flavirigida* × *biennis* oder nach dem Schema (*muricata* × *biennis*) *rubirigida* × *suaveolens*. Zufällig war der Weg, auf dem die verwendete *rubiflava* hergestellt war, umständlicher (1925, S. 26), und ausserdem enthielt der verwendete *flavens*-Komplex den Faktor *M* (*marginat*), der rötlichen

Blattsaum bedingt (1925, S. 11, 133). Deshalb entstand die *rubiflava* als *Mm-rubiflava*, und die *lutescens* als *MM-lutescens*.

Zuerst war die *Msp-lutescens* auf ihre Konstanz zu prüfen. Bei Selbstbestäubung gibt sie nichts als *Msp-lutescens* (Nr. 609, 610)[1]. Bei Kreuzung mit *biennis* ♂ (Nr. 611) entsteht lauter *Msp-rubiflava* (*rubens* besitzt ja normalerweise *sp*), durchaus einförmig, abgesehen von der den meisten aber nicht allen Individuen eigenen Gelbscheckung des Laubs (vergl. 1924). Der einzige Abweicher war wohl ein triploides Individuum. Die Kreuzung mit *Hookeri* ♂ (Nr. 612) gibt lauter schön grüne, hohe, reich verzweigte, reich blühende *Hookeri-flava*, die Verbindung mit *muricata* ♂ liefert ebenfalls üppige, sehr stark marginate (weil *MM*), reich blühende *MMSpsp-flavicurva* (Nr. 613). Aus der Kreuzung *lutescens* × *suaveolens* sind überraschenderweise fast keine keimfähigen Samen gewonnen worden (Nr. 614, 615), was aufwuchs war wie zu erwarten *Sp-lutescens* (*sp-flavens* . *Sp-flavens*). Auf eine Mehrförmigkeit der Eizellen weist also in diesen Verbindungen nichts, und der Pollen der *lutescens* verhält sich nicht anders. Die Kreuzung *biennis* ♀ × *lutescens* ♂ (Nr. 616) gibt kräftige, schön grüne, reich blühende *MSp-albiflava* = *albicans* . *sp-flavens*, spitzblättrig weil *Sp* von *albicans* dominiert, und daneben gelbgrüne, schwache, nur teilweise grünscheckige, nicht zur Blüte gelangende, aber doch sicher als stumpfblättrig zu erkennende *sp-rubiflava*, gelb weil mit *biennis*-Plasma versehen, und teilweise grünscheckig, weil mitunter etwas *muricata*-Plasma durch den Pollenschlauch in die Zygote gerät. Aus der Verbindung *muricata* × *lutescens* (Nr. 617) gehen lauter starke, tief grüne *flavirigidæ* hervor. Die Rückkreuzung von *suaveolens* ♀ mit *lutescens* ♂ liefert grüne gesunde *M-suaveolens* = *albicans* . *Mx-flavens* und weisslichgelbe, teilweise grüngescheckte, früh sterbende Sämlinge, die *lutescens* = *Sp-flavens* . *sp-flavens* sein müssen und zugrund gehen, weil sie ihr Plasma von *suaveolens* haben (Nr. 618, 619).

Die sicherste Prüfung, ob es eine homozygotische *lutescens* gibt, liess sich an Verbindungen der *lutescens*-Ei- und Pollenzellen mit solchen Komplexen anstellen, von denen bekannt ist, dass sie mit dem ursprünglichen *flavens*-Komplex kein *x* gegen *let* austauschen. Solche Komplexe sind *albicans*, weiblich-aktiv, in *biennis* und *suaveolens*, und *curvans*, männlich-aktiv, in *muricata*. Wenn aus ihren Verbindungen mit *x-flavens* eine *lutescens* herausspaltet, muss diese homozygotisch sein.

---

[1] Die laufenden Nummern der Belege, S. 76, schliessen an die Nummern meiner Arbeit von 1925 an.

Oe. suaveolens spaltet gelegentlich eine *lutescens*-Form ab (de Vries 1918, S. 9; vgl. dazu mein Referat 1921; Oehlkers 1923, S. 227), aber die grösste Zahl der *flavens-flavens*-Zygoten tritt in Form von tauben Samen auf. Ebenso verhält sich die in ihrer Struktur äusserst ähnliche (*biennis* × *suaveolens*) *albiflava* [1] = *albicans* . *flavens*. Sowohl die Selbstbestäubung (Nr. 620) wie die Rückkreuzung mit normaler *suaveolens* ♂ (Nr. 622) liefern nur grüne *albiflava*, keine *lutescens*. Aus der Kreuzung *suaveolens* × *albiflava* dagegen (Nr. 624) ist neben 16 grünen typischen *suaveolens* ein gelber Sämling aufgetreten, wohl eine *lutescens* von der Art, wie sie auch aus selbstbestäubter *suaveolens* hervorgeht. Solche *lutescens*-Formen müssen eine andere Konstitution haben als die aus *rubiflava* hervorgegangene, weil sie ihr *x* aus *albicans* bezogen haben statt aus *rubens*. Oehlkers (1923, S. 232) hat eine solche *lutescens* analysiert und wahrscheinlich gemacht, dass sie *x-flavens* in aktivem Zustand nur in den Eizellen, nicht im Pollen führt und deshalb immer heterozygotisch bleibt. — Dass die *albiflava* sich auch sonst nicht von *suaveolens* unterscheidet, zeigen die Kreuzungen mit *biennis* (Nr. 621, 623).

Einfügung des aus dem *velans*-Komplex der *Oe. Lamarckiana* stammenden Faktors *PStr*, der rote Tupfen am Stengel und braunrote Streifen an den Kelchblättern hervorruft, ändert an dem Verhalten des *Sp-flavens*-Komplexes nichts: eine *PStr-suaveolens* = *albicans* . *PStr-flavens* spaltet bei Selbstbefruchtung keine *lutescens* ab (Nr. 625). Das liegt nicht an dem *P*-Faktor, der ja homozygotisch verwirklicht werden kann (1925, S. 34, 44), sondern daran, dass der Letalfaktor *Sp* nicht gegen ein *x* von *albicans* ausgetauscht wird.

Von Grund auf verändert dagegen ist das Verhalten einer *Spsp-suaveolens*, hergestellt aus *suaveolens* × *lutescens* (vergl. oben und Nr. 618, 619). Bei Selbstbestäubung zweier Individuen (Nr. 626) traten neben grünen Sämlingen, die zu kräftigen *Spsp-suaveolens* heranwuchsen, in geringer Zahl weisse, sehr früh sterbende auf, sicher *sp-flavens* . *sp-flavens*, blass weil mit *suaveolens*-Plasma, und so besonders blass vielleicht weil in *M* homozygotisch. Zahlreiche Samen blieben ungekeimt, wahrscheinlich enthielten sie besonders schwache *lutescens*-Embryonen. Entsprechend war das Ergebnis der Kreuzung *Spsp-suaveolens* × *suaveolens*, die an allen 4 verfügbaren Individuen ausgeführt wurde (Nr. 627). Es traten grüne *suaveolens* = *albicans* . *Sp-flavens* auf und in grösserer Zahl hellgelbe Sämlinge, sicher *lutescens*

[1] So genannt 1925 (vgl. S. 2 und sonst vielfach, z. B. S. 19, Nr. 6); in »Gamet. Konst.«, S. 169 war die Form als *suavis* bezeichnet.

= *sp-flavens* . *Sp-flavens*, sterbend weil mit *suaveolens*-Plasma, aber doch bis zur vollständigen Keimung sich entwickelnd. Eine Anzahl Samen blieb ungekeimt.

Die zweite Möglichkeit der Prüfung bot die *Spsp-flavicurva* aus *lutescens* × *muricata* (vgl. oben und Nr. 613). Unter den 36 blühenden Individuen konnten phänotypische Unterschiede nicht entdeckt werden, aber um zu ermitteln, ob sich nicht doch zwei Genotypen darunter verbargen, habe ich sie sämtlich mit dem eigenen Pollen und mit dem von normaler *suaveolens* bestäubt.

Dass gewöhnliche *flavicurva* = *Sp-flavens* . *curvans* reich aufspaltet, habe ich mitgeteilt (1925, S. 5 ff.), aber es hat sich dabei ergeben, dass *Sp* von *flavens* nicht gegen ein *x* von *curvans* ausgetauscht wird. Denn die Verbindung *flavicurva* × *suaveolens* gibt in lebensfähiger Form nur wenige metakline *flavicurva* = *curvans* . *flavens*, keine *lutescens*, dafür viele taube Samen = *Sp-flavens* . *Sp-flavens*, und ebenso fehlt *lutescens* bei Selbstbestäubung dieser *flavicurva*.

Ganz anders die *flavicurva* aus *lutescens*, trotzdem sie sich phänotypisch von der gewöhnlichen *flavicurva* sehr wenig, durch gedrungenere Infloreszenz und etwas stumpfere Knospen, zu unterscheiden scheint. Die Samen aus der Kreuzung *flavicurva* × *suaveolens* wurden von 8 Individuen zum Keimen ausgelegt (Nr. 629), und es zeigte sich sofort, dass sie zu einem grossen Prozentsatz keimfähig waren; gelbgescheckte Individuen kamen wie zu erwarten vor. Dass es sich dabei um eine ungewöhnliche Häufigkeit metakliner, aus *curvans*-Eizellen hervorgegangener Bastarde handle, war unwahrscheinlich, und auf den Beeten erwies es sich tatsächlich, dass die Pflanzen fast alle *lutescens* waren, teils breitblättrige *BBSp-lutescens* = *Bsp-flavens* . *BSp-flavens*, teils schmalblättrige *flavidivaricata* (vgl. 1925, S. 29) oder *BbSp-lutescens* = *bsp-flavens* . *BSp-flavens*; eine einzige metakline *BB-flavicurva* = *B-curvans* . *B-flavens* wurde gefunden (Nr. 629 c).

Das Ergebnis der Selbstbefruchtung war ganz entsprechend; es wurde nur an 2 Individuen geprüft (Nr. 628). Neben *Bb*- und *BB-flavicurva* wie bei normaler *flavicurva* traten *BB-lutescens* und *Bbspsp-lutescens* = *sp-flavidivaricata* auf, grossenteils sehr schlecht oder gar nicht blühend, wenn blühend dann mit stumpfen Knospen, weil *spsp*. Eine Form, die als *bb-lutescens* anzusprechen wäre, fehlt, wie zu erwarten, weil der Faktor *b* nicht homozygotisch verwirklicht werden kann (1925, S. 16, 29, 132).

Nach diesen züchterischen Ergebnissen kann kaum mehr ein Zweifel darüber bestehen, dass *der Komplex sp-flavens wirklich homo-*

zygotisch lebensfähig ist, weil er den Letalfaktor Sp von flavens gegen den homozygotisch realisierbaren Faktor sp von rubens eingetauscht hat.

Zu der Annahme, dass die *sp-lutescens* homozygotisch sei, konnte ich mich ohne genaue Prüfung deshalb nicht verstehen, weil sie bei Selbstbestäubung sehr viele *taube Samen* erzeugt. Aber es hat sich erwiesen, dass sie auf keine Weise dazu zu bringen ist so viele gesunde Samen zu bilden wie andere Formen bei geeigneter Wahl des Pollens. Ob sie mit dem Pollen von *biennis*, oder von *muricata*, oder von *Hookeri*, oder von (*biennis* × *Lamarckiana*) *albivelutina* bestäubt wird, immer ist die Samenbildung sehr mangelhaft: die meisten Samen sind klein und unfähig zu keimen. Besonders schlecht war die Ausbildung der Samen bei Verwendung des Pollens von normaler *suaveolens*, aber das ist nach dem Ergebnis der übrigen Kreuzungen sicher nicht so zu verstehen, als ob dabei *Sp-flavens*-Homozygoten gebildet würden.

Einer meiner Schüler, Herr GUNNAR HIORTH, hat die Embryoentwicklung der *sp-lutescens* mit der anderer Sippen verglichen und Störungen angetroffen, die mit den bei anderen, regelmässig nicht lebensfähigen Homozygoten (wie *rubens . rubens*, *flavens . flavens*) beobachteten gar nicht übereinstimmen; er wird nächstens darüber berichten. Es scheint also, dass die schlechte Samenbildung der *lutescens* auf somatische Störungen vonseiten der Mutterpflanze zurückzuführen ist, nicht auf tief liegende genotypische Disharmonien in der einzelnen Zygote wie bei den tauben Samen der Komplexheterozygoten[1].

Nicht ohne Spannung wurde der *Pollen* der *sp-lutescens* geprüft: die Körner zweier Pflanzen aus F_4 und F_5 sehen, soweit sich nach trocknem Material urteilen lässt, zum grössten Teil gut aus; leere Körner sind

[1] Nach den Mitteilungen von DE VRIES über die aus *suaveolens* hervorgegangene mut. *lutescens* (Genetics 1918) hatte ich geschrieben (Referat 1921): »Ob der Unterschied zwischen den früh, schon im Samen sterbenden und den sich bis zur Blühreife entwickelnden Embryonen von der Konstitution *flavens . flavens* (bei selbstbestäubter *suaveolens*) genotypischer Art ist oder aber durch physiologische Zufälle bedingt wird, also eine Erscheinung der fluktuierenden Variabilität darstellt, muss noch geklärt werden; die geringe Fruchtbarkeit der Sippe mit dem eigenen Pollen wie mit dem der Stammform spricht für die zweite Möglichkeit. *O. suaveolens* wäre dann der *grandiflora* sehr ähnlich, bei der die Homozygoten (*ochracea*) nur in grösserer Zahl lebensfähig sind. Doch ist auch denkbar, dass die lebensfähige *lutescens* dann entsteht, wenn *flavens* mit einem einigermassen abgeänderten *flavens*-Komplex zusammentrifft, dass sie also noch nicht ganz homozygotisch ist; oder dass beide zusammentretenden *flavens*-Gameten im gleichen oder in verschiedenem Sinn abgeändert sein müssen, wenn sie sich zur Bildung von *lutescens* geeignet erweisen sollen«. Alle hier ins Auge gefassten Möglichkeiten haben sich als bei verschiedenen *lutescens*-Formen verwirklicht erwiesen.

fast so selten wie bei der homozygotischen *Oe. Hookeri* (1919, S. 338). Damit scheint ein weiterer Beleg für die Homozygotie der *sp-lutescens* gefunden. Die Entwicklung der Samenanlagen soll demnächst studiert werden. — Die einzige geprüfte *Sp-sp-lutescens* hat beträchtlich mehr leere Pollenkörner, was nicht ohne weiteres verständlich ist; ob es die Regel ist, muss noch geprüft werden. Eine *lutescens* anderer Herkunft, mit einem *x* aus *rigens* von *muricata* statt dem *sp* aus *biennis*, hat ungewöhnlich viel schlechten Pollen; die noch nicht ganz abgeschlossene Analyse hat ergeben, dass die Form noch heterozygotisch ist [1].

Eine ungünstige Wirkung der homozygotischen Konstitution kommt wohl auch in der oft sehr mangelhaften Blühfähigkeit zum Ausdruck, wie sie in diesem Masse noch bei keiner anderen Form beobachtet worden ist. Dass die *BB*-Formen meist defekte Kronen haben, habe ich früher mitgeteilt (1925, S. 16, 24). Aber die *Spsp-lutescens* und noch mehr die *spsp-lutescens* kommt sehr oft überhaupt nicht zum Blühen, und von der *sp-flavidivaricata*, die nicht *BB*, sondern *Bb* ist, gilt dasselbe. Die *spsp*-Formen sind, wenn im übrigen komplex-heterozygotisch, in der Blühfähigkeit durchaus nicht beeinträchtigt, wie z. B. die immer reich blühende *sp-rubiflava* zeigt. Also rührt die Störung der Blütenbildung bei der *lutescens* nicht von der Homozygotie in *B* oder *sp* her, sondern von anderen Elementen der genetischen Konstitution.

Auch die Laubblätter der *lutescens* erfahren oft eine Entwicklungsstörung. Von *BB*-Formen ist bekannt, dass die Blätter und Brakteen statt sehr breit zu sein ganz schmal werden können, mitunter einseitig (1925, S. 16). Die *sp-lutescens* hat aber oft missgebildete Blätter mit unregelmässig gebuchtetem Rand, auch wenn sie *Bb* besitzt, also *flavidivaricata* ist.

Früher ist offen gelassen worden, ob die *rubiflava* in den Eizellen und im Pollen *Sp-rubens* als Korrelat zu *sp-flavens* in aktiver Form besitzt (1925, S. 26). Die Frage ist nun geprüft worden durch die Kreuzungen *rsp-rubiflava* × *RSp-rubiflava* und *RSp-rubiflava* × *rsp-rubiflava*. In der ersten Kreuzung sind die Eizellen *rsp-flavens* und *rsp-rubens*, im Pollen können, weil *R* mit *rubens* gekoppelt ist, *Rsp-rubens*, *RSp-rubens*, *rSp-flavens*, *rsp-flavens* vorkommen. Wenn *Sp-rubens* wirklich im Pollen aktiv ist, müssen in der Nachkommenschaft

[1] Ebenso hat OEHLKERS (1923, S. 234) bei einer heterozygotischen *lutescens* viel schlechten Pollen gefunden.

RSp-rubiflava-Individuen auftreten, als *sp-flavens* . *RSp-rubens* entstanden. Das Vorkommen von *rSp-rubiflava* sagt nichts Besonderes, denn solche Individuen sind entstanden als *rsp-rubens* . *rSp-flavens*. Tatsächlich sind 12 *RSp-rubiflava* gefunden worden unter 79 Individuen (Nr. 630), neben den übrigen zu erwartenden Formen.

Bei der reziproken Kreuzung deutet das Auftreten von *RSp-rubiflava* auf das Vorkommen von *Sp-rubens* in den Eizellen der *Sp-rubiflava*. Wiederum ist die gesuchte Kombination gefunden worden, allerdings in wenigen Individuen, 3 auf 81 (Nr. 631).

Es ist also sicher, dass *Sp-rubens* in der *Spsp-rubiflava* im Pollen wie in den Eizellen aktiv vorkommt. Da *Sp* der Letalfaktor von *flavens* ist, sollte *Sp-rubens* . *Sp-flavens* lebensunfähig sein. Zur Prüfung müsste *Sp-rubens* mit einem Komplex verbunden werden, an den es *Sp* nicht abstossen kann, etwa mit *curvans*, aber es ist mir noch nicht gelungen, in der Nachkommenschaft von *rubiflava* × *muricata* die *SpSp-rubicurva* von der *Spsp-rubicurva* sicher zu unterscheiden, und einfach eine grössere Zahl von Individuen durch Bestäubung mit *suaveolens*-Pollen durchzuprüfen habe ich mich nicht entschliessen können, weil man durch die Oenotheren verwöhnt wird und ich einen bequemeren Weg zu sehen glaube.

Dass *sp* auch zwischen *flavens* und *rigens* ausgetauscht wird wie zwischen *rubens* und *rigens* (1925, S. 55), lässt sich zeigen. Eine *MR-flavirigida*, gewonnen aus *R-muricata* × *Mm-flavicurva*, gibt bei Selbstbestäubung ausser anderen Formen auch zweifellos stumpfknospige *PR-flavirigida* = *PRsp-rigens* . *sp-flavens* neben gewöhnlicher spitzknospiger (Nr. 632). Daraus ist zu schliessen, dass die *flavicurva sp-flavens* enthielt — sie war gewonnen aus *rubidivaricata* × *B-albicurva*, kann also sehr wohl *sp* aus *rubens* bekommen haben als *bsp-flavens* . *BSp-curvans*; vgl. 1925, S. 22, Nr. 43 — und dass *Sp-rigens* . *sp-flavens* auch *sp-rigens*-Eizellen bildet, sodass bei Selbstbestäubung *sp-rigens* . *sp-flavens* auftreten kann.

Wir wissen also: *Sp* oder besser Sp_1 von *rigens* wird gegen *sp* von *rubens* und von *sp-flavens* getauscht; *sp* ist das *x*, das dem *let* oder *Sp* von *flavens* homolog ist; also ist auch Sp_1 das Homologe von *let* oder *Sp* in *flavens*, und tatsächlich ist ja bekannt, dass *flavens* aus *rigens* ein mit *let* homologes *x* aufnehmen kann (1925, S. 59). Die phänotypische Unterscheidung von *Sp* und Sp_1 ist bis jetzt noch nicht gelungen.

Die Übersicht 1925, S. 135 ist jetzt dahin zu ändern: *let* in der Spalte IV fällt weg, weil mit *Sp* von *flavens* identisch; zur Hervorhebung kann dieses *Sp* gegebenenfalls auch *Splet* geschrieben werden; *x* fällt

weg, weil mit dem jeweiligen *Sp* identisch, nämlich in *rubens* mit *sp*, in *rigens* mit Sp_1, in *gaudens* mit Sp_2; die *Sp* von *albicans*, *curvans*, *velans* haben sich noch nicht durch *sp*, *Splet* oder Sp_1 ersetzen lassen.

BELEGE.

a) *Msp-lutescens* F_3 aus *MRsp-rubiflava* F_2, vgl. 1925, S. 27, Nr. 50.

Nr. 609. *Msp-lutescens* F_3 2 selbstbestäubt gibt F_4: 80 *Msp-lutescens*, viele verkrüppelt, viele nicht blühend, Krone oft sehr defekt; 1924, 63.

610. *Msp-lutescens* F_4 1 selbstbestäubt gibt F_5: 33 *Msp-lutescens*, wie vorher; 1925, 77.

611. *Msp-lutescens* F_4 5 × *r-biennis*: 47 *Mrsp-rubiflava*, die meisten gelbscheckig, 1 wohl triploider Abweicher, ohne jede Spur von Scheckung; 1925, 78.

612. *Msp-lutescens* F_3 × *Hookeri*: 46 dunkelgrüne *Hookeriflava* mit hohen, reich verzweigten, rot angelaufenen Stengeln, keine Schecken; 1924, 65.

613. *Msp-lutescens* F_3 1 × *muricata*: 36 *M-flavicurva*, üppig, grün, nicht gescheckt, Infloreszenz gedrungen, breit abgestutzt, Kelchzipfelspitzen kurz, Kronblätter 21 : 21 mm; 1924, 66.

614. *Msp-lutescens* F_3 1 × *suaveolens*: sehr kleine Samen, nicht gekeimt; 1924, 67.

615. *Msp-lutescens* F_4 2 × *suaveolens*: 5 *Msp-lutescens*, 1 leicht gelbscheckig, sehr viele Samen nicht gekeimt; 1925, 79.

616. *r-biennis* × *Msp-lutescens* F_4 12: 23 grüne reich blühende *M-albiflava*, 33 hellgelbe, teilweise grünscheckige *rubiflava*, wenn nicht zu früh sterbend mit rundlichen Primärblättern, also *spsp;* 1925, 80.

617. *r-muricata* × *Msp-lutescens* F_4 12: 36 tief grüne hohe *flavirigida*, keine Schecken; 1925, 81.

618. *suaveolens* × *Msp-lutescens* F_3 2: 8 grüne Sämlinge, davon 4 zu üppiger reich blühender *M-suaveolens* erzogen, 47 gelbe teilweise grünscheckige Sämlinge, von denen die länger lebenden zu zarten schwachen *lutescens* werden; 1924, 68.

619. *suaveolens* × *Msp-lutescens* F_4 11: 18 grüne, üppige, reich blühende *M-suaveolens*, 1 hellgrüner schmalblättriger Abweicher, 25 weisslichgelbe Sämlinge bald gestorben, sicher *lutescens*, 25 gelbe grüngescheckte länger lebend, ebenfalls *lutescens*; 1925, 82.

b) *(biennis × suaveolens) albiflava* F_1.

620. *albiflava* 2 selbstbestäubt; gibt F_2: 25 grüne *albiflava*, etwa 60 Samen nicht gekeimt; 1925, 122.

621. *albiflava* 1 × *r-biennis*: 24 grüne *r-biennis* = *albicans . r-rubens*, 48 gelbe oder gelbgrüne *r-rubiflava* = *flavens . r-rubens*, etwa 12 Samen nicht gekeimt; 1925, 123.

622. *albiflava* × *suaveolens*: 20 grüne *albiflava*, viele Samen nicht gekeimt, wohl = *flavens . flavens*; 1925, 124.

623. *r-biennis* × *albiflava*: 18 grüne *albiflava* = *albicans . flavens*, 33 gelbe oder gelbgrüne *r-rubiflava* = *r-rubens . flavens*; 1925, 126.

624. *suaveolens* × *albiflava* 1: 16 grüne typische *suaveolens*, 1 gelber Sämling wohl eine *lutescens*; 1925, 125.

c) *PStr r-albiflava* aus *suaveolens* × *PStr r-flavirigida*; vgl. 1925, S. 132, Nr. 608.

625. *P-albiflava* 2 selbstbestäubt: 13 üppige hohe *P-albiflava*, etwa 70 Samen nicht gekeimt, wohl = *P-flavens* . *P-flavens*; 1925, 58.

625 a. *P-albiflava* 3 selbstbestäubt: 31 ebensolche *P-albiflava*, etwa 70 Samen nicht gekeimt; 1925, 116.

d) *MSpsp-suaveolens* = *Sp-albicans* . *Msp-flavens* aus *suaveolens* × *Msp-lutescens*, Nr. 618.

626. *MSpsp-suaveolens* 1 selbstbestäubt: 53 grüne Sämlinge, 2 davon weiss gescheckt, 15 zu kräftiger *M-suaveolens* erzogen, 10 weisse, sehr bald sterbend, jedenfalls *lutescens*, etwa 60 Samen nicht gekeimt; 1925, 144.

626 a. Ebenso Nr. 4 selbstbestäubt: 47 grüne *M-suaveolens*, 13 weisse Sämlinge, etwa 40 Samen nicht gekeimt; 1925, 146.

627. *MSpsp-suaveolens* 1 × *suaveolens*: 20 grüne *m-suaveolens*, 28 hellgelbe früh sterbende Sämlinge = *lutescens*; 1925, 110.

627 a. Ebenso Nr. 2 × *suaveolens*: 2 grüne, 15 hellgelbe; 1925, 111.

627 b. Ebenso Nr. 3 × *suaveolens*: keine grünen, 25 hellgelbe, alle eingegangen; 1925, 112.

627 c. Ebenso Nr. 4 × *suaveolens*: 7 grüne *suaveolens*, 39 hellgelbe; 1925, 113.

e) *MMSpsp-flavicurva* aus *Msp-lutescens* × *muricata*, Nr. 613.

628. *flavicurva* 4 selbstbestäubt: 2 *Bb-flavicurva*, 2 *BB-flavicurva*, 18 *BBsp-lutescens*, 7 *Bbsp-lutescens* = *sp-flavidivaricata*; 1925, 163.

628 a. *flavicurva* 5 selbstbestäubt: 2 *Bb-flavicurva*, 10 *BB-flavicurva*, 29 *BBsp-lutescens*, 21 *Bbsp-lutescens* = *flavidivaricata*; 1925, 164.

629. *flavicurva* 2 × *suaveolens*: 33 *BBSp-lutescens*, grün, einige gelbscheckig, 1 *Bb-lutescens*, gelbscheckig; 1925, 156.

629 a. *flavicurva* 4 × *suaveolens*: 4 *BB-lutescens*, 13 *Bb-lutescens*, teilweise stark gelbscheckig; 1925, 158.

629 b. *flavicurva* 5 × *suaveolens*. 14 *BB-lutescens*, 21 *Bb-lutescens*, teilweise stark scheckig; 1925, 159.

629 c. *flavicurva* 9 × *suaveolens*: 20 *BB-lutescens*, teilweise scheckig, 24 *Bb-lutescens*, oft stark scheckig, 1 *BB-flavicurva*, mit abstehend behaartem spitzem Kelch; 1925, 162.

629 d. *flavicurva* 1, 3, 6, 7, ebenso behandelt, keimen alle gut, nicht ausgepflanzt; 1925.

f) *Mrsp-rubiflava*, 1924 2-jährig erzogen, aus *MRsp-rubiflava* × *r-biennis* (vgl. 1925, S. 27, Nr. 52); und *MRSp-rubiflava* F_4 (vgl. 1925, S. 27, Nr. 49 a).

630. *Mrsp-rubiflava* 4 × *MRSp-rubiflava* 1: 12 *RSp-rubiflava*, 20 *Rsp-rubiflava*, 10 *rSp-rubiflava*, 7 *rsp-rubiflava*, 14 *rsp-lutescens*, 16 *rSp-lutescens*; 1925, 45.

631. *MRSp-rubiflava* 1 × *Mrsp-rubiflava* 4: 3 *RSp-rubiflava*, 6 *Rsp-rubiflava*, 3 *rSp-rubiflava*, 9 *rsp-rubiflava*, 59 *r-lutescens*, teils *Sp* teils *sp*; 1925, 47.

g) (*R-muricata* × *Mm-flavicurva*) *MRSpsp-flavirigida*; vgl. 1925, S. 21, Nr. 29; die *flavicurva* aus *m-rubidivaricata* × *BM-albicurva*, vgl. 1925, S. 22, Nr. 43.

632. *flavirigida* selbstbestäubt: 1 *PRSp-flavirigida*, 4 *PRsp-flavirigida* mit kurzen Blättern, stumpfen Knospen, niedriger als *Sp*, 1 *prsp-flavirigida*, 54 *pr-lutescens*, teils *Sp* teils *sp*, 12 *PR-lutescens* = *PR-flavens* . *pr-flavens*; 1924, 56.

ALLGEMEINERES.

Über die Entstehung der komplexheterozygotischen Oenotheren habe ich früher die Vermutung geäussert, sie könnten aus Kreuzung ursprünglich homozygotischer Arten hervorgegangen sein, in dem Sinn, dass durch Faktorenaustausch homozygotisch nicht lebensfähige Kombinationen entstanden wären (1917, S. 281). Auch später noch habe ich von der Annahme spezifischer Letalfaktoren, wie sie von *Drosophila* beschrieben sind, bewusst Abstand genommen, anders als DE VRIES, weil ich es für gefährlich halte die an einem Objekt gewonnene Erkenntnis ohne genaue Prüfung auf die Deutung der Vorgänge an einem anderen Objekt zu übertragen. Das genauere Studium der »letalen», homozygotisch nicht lebensfähigen Kombinationen hat mir aber bis jetzt keine Erscheinung vorgeführt, die mit der MORGANschen Konzeption der Letalfaktoren unvereinbar wäre. Die Prüfung muss ohne Zweifel darin bestehen, einen Faktor, der sich in den spontan anzutreffenden Kombinationen als letal erweist, in andere Kombinationen zu bringen, und zu ermitteln, ob er seine letale Eigenschaft behält. Für den Rotnervenfaktor *R* von *Oe. biennis* gilt das in allen bis jetzt bekannten Fällen (1925, S. 158). Besonders wichtig muss die Einführung eines solchen Letalfaktors in einen Komplex sein, der sonst homozygotisch lebensfähig ist. Gelungen ist das mit dem Rotnervenfaktor, der in *Oe. Hookeri* eingelagert letal bleibt: rotnervige *Oe. Hookeri*, gewonnen etwa aus (*Hookeri* × *R-biennis*) *rubefacta* × *Hookeri*, spaltet soweit bis jetzt bekannt immer Weissnerven ab (1925, S. 101; neuere Erfahrungen meiner Schüler bestätigen das dort Mitgeteilte) und erzeugt in gewisser Zahl taube Samen, die die *RR*-Zygoten enthalten müssen (nach Untersuchungen meines Schülers G. HIORTH). Das Gegenstück ist jetzt ebenfalls Ereignis geworden: dem Komplex *flavens* ist sein Letalfaktor unter Ersetzung durch einen nicht letalen genommen worden, und der so abgeänderte Komplex ist homozygotisch lebensfähig, in der *sp-lutescens*. Mit dem Letalfaktor *Sp* von *flavens* muss jetzt dieselbe Prüfung vorgenommen werden wie mit *R*. Der Faktor *b* des *curvans*-Komplexes (im Pollen von *muricata*, 1925, S. 16) ist in der einzigen neuen Kombination, in die er hat gebracht werden können, in *b-flavens*, ebenfalls letal. Nicht nur *b-flavens* . *b-curvans* ist lebensunfähig (während *b-flavens* . *B-curvans* lebt; 1925, S. 16), sondern auch *bsp-flavens* . *bsp-flavens*, also *bb-lutescens* (vgl. oben S. 72). Der homozygotisch realisierbare Komplex *sp-flavens* ist hier also durch Aufnahme eines Letalfaktors zu homozygotisch letalem Verhalten gebracht, wie *^{h}Hookeri* durch Einverleibung von *R*.

Auf eine Deutung ohne Annahme von Letalfaktoren hat mich Herr Kollege HANS WINKLER gesprächsweise hingewiesen: dass in den homozygotisch nicht realisierbaren Komplexen ein Chromosom doppelt und dafür ein lebenswichtiges Chromosom gar nicht enthalten sei. Der Gedanke verdient genaue Prüfung; eine Entscheidung dafür oder dagegen habe ich noch nicht finden können.

Bei der Auffindung der blassen, fast nicht lebensfähigen *Hookeri*, die aus (*Lamarckiana* × *Hookeri*) *læta* herausspaltet, glaubte ich seinerzeit einen Weg zu erkennen, auf dem die Entstehung homozygotisch lebensunfähiger Biotypen ebenfalls erfolgen könne: Einfügung eines Spermakernes in das untaugliche Eiplasma einer andern Art (1919 b, Vortrag). Von diesem Gedanken bin ich aber bald wieder abgekommen. Verbindungen, einerlei ob Homozygoten oder Heterozygoten, die nur wegen Untauglichkeit des Plasma (der Plastiden) nicht zu ergrünen vermögen, entwickeln sich immer zu normalen, gut keimfähigen Embryonen. Homozygoten dagegen, die wegen ihrer Kernkonstitution, gleichgiltig mit welchem Plasma, lebensunfähig sind, bleiben viel früher in der Entwicklung stehen.

LAIBACH (1925, S. 455) hat meine Annahme, die gehemmten Homozygoten-Embryonen seien lebensunfähig (1916, S. 864; 1917, S. 145), einer Kritik unterzogen, deren Berechtigung ich nicht einsehe. Es ist ihm gelungen Bastardsamen, die normal früh gehemmt werden, durch künstliche Ernährung ausserhalb des Fruchtknotens zur vollen Entwicklung zu bringen. Aber bei den Oenotheren ist die Sachlage insofern grundsätzlich verschieden, als es nicht Heterozygoten sind, die in der Verbindung mit dem Soma der einen Mutterart stecken bleiben, sondern Homozygoten, die noch auf keiner Mutterpflanze sich zu vollständigen Embryonen entwickelt haben: *rubens* . *rubens*, *flavens* . *flavens* u. s. w. gehen immer zugrund, gleichgiltig ob die Kombination im Plasma von *biennis*, oder von *suaveolens*, oder von *Lamarckiana*, oder von *muricata*, oder von *Hookeri* sich bildet. LAIBACH mag versuchen die ein- oder 2-zelligen *rubens*- oder *gaudens*-, oder die etwas grösseren *R*-, oder die noch grösseren *velans*- oder *flavens*-Homozygoten-Embryonen zur Keimfähigkeit zu treiben. Bevor er über einen positiven Erfolg berichtet, werden diese Homozygoten als lebensunfähig gelten dürfen.

Dass die ersten komplexheterozygotischen Oenotheren auf dem Weg der Artkreuzung entstanden sein *müssten*, wollte und will ich nicht sagen. DE VRIES weist darauf hin (1924, S. 162; 1925, S. 190), dass bei diözischen und heterostylen Pflanzen der eine Typus vermutlich durch Mutation heterogametisch geworden ist, und es ist zuzugeben, dass

dieses Argument Gewicht hat. Davon allerdings, dass Bastardierung bei der Entstehung der jetzt spontan lebenden Oenotherensippen eine grosse Rolle gespielt hat, bin ich fest überzeugt angesichts der Leichtigkeit, mit der diese Biotypen gekreuzt werden können. Wenn aber DE VRIES schreibt (1925, S. 187, 188): »RENNER erhob die beiden Komponenten der *Lamarckiana* zu hypothetischen Vorfahren . . . Aber die beiden von ihm angenommenen Vorfahren können niemals als wildwachsende Arten gelebt haben . . . Denn beide müssten einen letalen Faktor besitzen . . . Eine Kreuzung zwischen *Gaudens* und *Velans* kann somit nie stattgefunden haben, da beide nie existiert haben können», so gibt er meine Hypothese von 1917 nicht genau wieder. Allerdings bin ich nach den seitdem gewonnenen Erfahrungen geneigt einen wesentlichen Teil dieser Hypothese, nämlich die Annahme, dass die Lebensunfähigkeit der Homozygoten durch Faktorenaustausch statt durch mutatives Auftreten von Letalfaktoren entstanden sei, aufzugeben. Aber es scheint mir überhaupt wenig fruchtbar über die historische Seite des Oenotherenproblems eingehende Betrachtungen anzustellen, solange die aktuellen Konstitutionsbeziehungen zwischen den spontanen Sippen noch so mangelhaft bekannt sind.

Jena, Pfingsten 1926.

ZITIERTE LITERATUR.

1. LAIBACH, F. 1925. Das Taubwerden von Bastardsamen und die künstliche Aufzucht früh absterbender Bastardembryonen. Zeitschr. f. Botanik. 17, 417.
2. OEHLKERS, F. 1923. Vererbungsversuche an Oenotheren II. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre 31, 201.
3. RENNER, O. 1916. Die tauben Samen der Oenotheren. Ber. der Deutsch. Bot. Ges. 34, 858.
4. — 1917. Versuche über die gametische Konstitution der Oenotheren. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre 18, 121.
5. — 1919 a. Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Oenotheren. Zeitschr. f. Botanik. 11, 305.
6. — 1919 b. *Oenothera Lamarckiana* und ihre Bedeutung für die Mutationstheorie und für die Bastardforschung. Sitzungsber. d. Ges. f. Morphologie und Physiologie in München 31, 3.
7. — 1921. Referat über DE VRIES, Biolog. Zentralbl. 1917, 37, und Genetics 1918, 3. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre 24, 172.
8. — 1924. Die Scheckung der Oenotherenbastarde. Biolog. Zentralbl. 44, 309.
9. — 1925. Untersuchungen über die faktorielle Konstitution einiger komplexheterozygotischer Oenotheren. Bibliotheca Genetica. Bd. 9.
10. DE VRIES, H. 1918. Mutations of *Oenothera suaveolens*. Genetics 3, 1.
11. — 1924. Über Scheinbastarde. Die Naturwissenschaften 12, 161.
12. — 1925. Die latente Mutabilität von *Oenothera biennis* L. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre 38, 142.

CONTRIBUTIONS TO THE GENECOLOGY OF GLACIAL RELICS

BY *GÖTE TURESSON*
INSTITUTE OF GENETICS, ÅKARP, SWEDEN

THERE are few problems within the field of bio-geography which have attracted the interest of Scandinavian scientists to such a degree as that of the relics in our fauna and flora. The investigations of LOVÉN (1862), ARESCHOUG (1867) and NATHORST (1871) opened the way, and much arduous work by a number of able scientists has since then been accomplished to throw light upon this problem. The generosity in ascribing antiquity to all kinds of organisms with isolated occurrences, which often marked the works of those early days, gradually gave place to a well founded caution as to the interpretations. A number of plants with an alpine stamp occurring in the lowland, such as *Polygonum viviparum* L., *Arctostaphylos alpina* L., *Pedicularis sceptrum carolinum* L., etc., were thus formerly held in general to be relics from the period following immediately upon the melting of the inland ice (in Scandinavia for instance by LANGE 1878), and plants such as species of the genus *Pyrola*, *Linnæa borealis* L., *Goodyera repens* (L.) R. BR., etc., occurring in the pine and fir forests in the lowland, were assumed to be remains from the Pine age (LANGE 1878). We now know that the occurrences of these plants in the lowland, often far from their proper area of distribution, must in most cases be interpreted as recent immigrations (cf. WARMING 1904). FOCKE (1890) has shown the same to be true of the occurrence of the above mentioned pine and fir forest species in N. W. Germany, and the relic nature of such North-German peat-bog plants as *Betula nana* L. (CONWENTZ 1901, PLETTKE 1903) and *Rubus chamæmorus* L. (MINDER 1915) must likewise be rejected or greatly doubted, as the careful work of WEBER (1906) has shown.

The attack on the generous relic making of some writers, more particularly on that of the interpretation of certain alpine plants occurring in the lowland as glacial relics, also followed another line. SERNANDER (1894 a) pointed out that some of these plants, for instance *Alchemilla alpina* L. and *Rhodiola rosea* L., cannot be interpreted as

glacial relics in their present relic localities in Bohuslän on the west-coast of Sweden, inasmuch as these localities are situated below the highest level of the Litorina Sea. They must have reached these localities later, probably during Atlantic time. Then again SERNANDER points out that a number of alpine plants (*Salix lapponum* L., *S. hastata* L., *Pedicularis sceptrum carolinum* L., etc.) now growing in the lowland of Uppland, the greatest part of which province has been covered by the Litorina Sea, must have spread to these localities much later, probably, according to SERNANDER, during the cold and damp Sub-atlantic time. Contributions to the critical examination of remains of this nature have also been made by NATHORST (1895), who applied the name pseudo-relics to these relics, which have been able to reach their present relic habitats on account of climatical changes during post-glacial time favouring their spread, and by ANDERSSON (1896).

However, even the interpretation of these plants as pseudo-relics in their present lowland habitats has been rejected by some writers. SELANDER (1911), among others, points out that a number of these supposed pseudo-relics must be considered as very recent immigrants, and that the lowland localities of certain other »pseudo-relics» must be considered as belonging to the normal area of distribution of these species. It must be admitted that some writers make an undue extension of the term pseudo-relic. When, for instance, WILLE and HOLMBOE (1903) assume that *Dryas octopetala* L. at Langesund on the Norwegian west-coast has probably immigrated into this locality sometime during the last 100 years, the application of the term pseudo-relic to this lowland isolation seems wholly unwarranted. The same holds true of some supposed pseudo-relics among Scandinavian butterflies advanced by WAHLGREN (1909). At least one of these »pseudo-relics», viz. *Colias palæno*, is very common in certain districts of the southernmost part of Sweden, as the present writer has shown, and these localities undoubtedly belong to the normal area of distribution of this species (TURESSON 1912)[1].

Thus while the requirements as to the interpretation of isolated occurrences of organisms as relics from the past have gradually become much sharpened there remain, among others, some lowland isolations

[1] The broad and vague meaning which on the whole marks the term »relic» in the writings of some zoologists, in Scandinavia particularly WESENBERG-LUND (1902, 1904, 1910), is here left out of the discussion. For the rest, the relic conception of WESENBERG-LUND has been duly criticised by JOHANSEN (1908) and EKMAN (1914—1915).

of alpine plants in Scandinavia which are still considered as true glacial relics from the first flora that immigrated into the country upon the melting of the inland ice. The occurrences of *Poa alpina* L., *Viscaria alpina* (L.) G. DON., *Pinguicula alpina* L. and a few others often growing on the calcareous rock (»alvar») in Öland and Gotland, the islands lying off the east-coast of Sweden in the Baltic Sea, belong to this category (cf. SERNANDER 1894 b, JOHANSSON 1897, WITTE 1906; see also WARBURG 1910). — The purpose of the following discussion, based on cultural experiments, especially with *Poa alpina*, is to weigh the pros and cons of this relic hypothesis.

I. MATERIAL AND CULTURES.

In order to gather informations of the variation shown by *Poa alpina* in various localities, a necessary prerequisite for the interpretation of the nature — relic or not — of the lowland isolations, material has been collected from a number of localities in Scandinavia and grown in comparative cultures at this institute. The Swedish series come from Stockholm (the hills of Rosenlund; cf. ANDERSSON and BIRGER 1914, p. LIX), Öland (Vickleby alvar), Västergötland (at Kleva, where also alvar is present, although not as typical as that of Öland), from the central Scandinavian mountain region (on Åreskutan), Lappland (at Gällivare and Abisko). The two Norwegian series come from Bodö (on the coast) and from subalpine levels at Hjerkinn in the Dovre region. The series from Lappland and from Norway were transplanted in 1923, the rest in 1922. In 1923 clone generations were also raised from some of the original transplants of the Swedish lowland series, from the Åreskutan series (collected at about 1350 m. sup. m.), as well as from some other alpine series. Some of the series have been tabulated in tables 2—5; the values of the length and width of sterile rosette leaves (the blades), length and width of uppermost stem leaf, and length of the ligule of the sterile rosette leaves are average values from measurements taken of 10 leaves on each individual. The length of the spikelets and the number of flowers in the spikelet (average values from 10 measurements and countings in each individual) refer to the largest spikelets on the longest and lowermost branch of the panicle. The measurements and countings tabulated have all been made in 1926 (June 4th. —6th.). The averages (expressed in mm.) of the different series tabulated separately in tables 2—5, as well as of those not tabulated separately, are listed in table 1 in order to facilitate the survey.

TABLE 1. *Average values obtained for the characteristics investigated in the different Poa alpina-series.*

Field number	Transplanted from	Length of the longest stem	Sterile rosette leaves		Uppermost stem leaf		Length of the ligule of the sterile rosette leaves	Spikelets	
			Length	Width	Length	Width		Length	Number of flowers
629	Öland	370	54,9	3,8	34,7	3,8	1,2	6,5	5,9
820	Stockholm	362	69,5	3,8	26,0	3,6	0,8	6,5	4,8
718	Kleva	370	70,0	3,5	37,7	3,6	0,4	5,3	3,9
232	Åreskutan, 850 m. sup. m.	372	65,4	3,5	31,0	4,0	0,7	5,6	4,1
319	Åreskutan, 1350 m. sup. m.	160	26,0	3,4	21,2	3,3	1,1	—	—
469	Gällivare	367	62,5	3,5	24,1	4,2	0,4	5,5	3,9
505	Abisko	317	56,4	3,5	21,2	3,6	0,4	(5,4)	(3,8)
583	Bodö	380	60,5	3,4	15,9	3,7	0,7	5,5	3,4
555	Hjerkinn	362	57,7	3,6	20,4	4,0	0,4	(5,6)	(4,4)

TABLE 2. *Poa alpina No. 629, Öland.*

No.	Length of the longest stem	Sterile rosette leaves		Uppermost stem leaf		Length of the ligule of the sterile rosette leaves	Spikelets	
		Length	Width	Length	Width		Length	Number of flowers
1	315	45,8	3,4	24,3	3,5	1,1	5,3	4,3
4	400	—	4,6	48,5	5,3	1,1	6,4	6,0
5	400	57,8	4,0	20,8	3,5	1,5	6,5	6,3
6	420	58,5	4,5	36,3	5,0	1,5	7,0	6,8
7	380	55,3	3,9	31,3	4,3	1,0	6,5	6,0
8	370	55,0	4,0	–	—	1,1	6,0	5,3
9	380	39,8	4,1	35,5	3,8	1,1	6,9	5,8
11	350	54,0	3,2	36,0	3,3	1,0	7,3	7,0
13	340	61,8	3,8	47,0	4,2	1,3	6,7	6,0
14	370	54,5	3,9	37,5	3,9	1,1	6,6	5,8
16	390	49,0	3,6	35,3	3,6	1,0	6,0	5,3
17	370	51,0	3,6	23,3	3,0	1,1	6,2	5,7
18	340	58,7	3,2	40,0	3,5	1,3	7,0	7,0
19	440	56,8	3,6	37,8	3,9	1,0	6,8	5,8
20	390	—	3,5	37,3	3,4	1,3	6,5	5,8
21	330	58,8	3,6	24,5	2,9	1,4	5,9	4,8
23	300	65,5	3,3	39,0	3,5	1,1	6,5	6,0
Average	370	54,9	3,8	34,7	3,8	1,2	6,5	5,9

TABLE 3. *Poa alpina No. 820, Stockholm.*

No.	Length of the longest stem	Sterile rosette leaves		Uppermost stem leaf		Length of the ligule of the sterile rosette leaves	Spikelets	
		Length	Width	Length	Width		Length	Number of flowers
3	310	78,0	3,9	39,0	4,5	0,7	6,0	4,7
4	400	59,5	3,4	24,7	3,0	0,7	5,9	4,5
8	380	54,8	3,9	21,3	3,3	0,7	6,1	4,0
9	350	69,8	4,1	21,0	3,1	0,8	6,3	4,0
10	290	48,3	3,4	—	3,3	0,8	7,0	6,0
11	370	79,3	4,4	27,7	4,0	0,8	6,9	5,0
12	380	96,3	3,9	28,5	4,0	0,9	6,9	5,0
14	390	65,0	3,5	27,0	4,2	0,8	6,8	4,8
15	360	73,5	4,0	24,3	3,3	0,8	7,0	5,3
18	360	62,3	3,1	23,3	3,3	0,7	6,0	4,3
19	390	78,0	3,6	23,5	3,4	0,7	6,8	4,8
Average	362	69,5	3,8	26,0	3,6	0,8	6,5	4,8

TABLE 4. *Poa alpina No. 718, Kleva.*

No.	Length of the longest stem	Sterile rosette leaves		Uppermost stem leaf		Length of the ligule of the sterile rosette leaves	Spikelets	
		Length	Width	Length	Width		Length	Number of flowers
3	380	55,3	3,0	43,0	5,0	0,5	4,9	3,7
5	340	59,8	1,0	35,7	4,5	0,7	5,0	4,3
6	380	74,8	4,0	40,5	3,5	0,3	5,2	4,0
7	340	60,0	3,9	31,7	3,8	0,3	5,0	4,0
9	350	69,3	3,6	33,5	3,1	0,4	4,7	3,3
10	390	79,5	2,5	37,5	3,6	0,4	5,0	3,3
14	360	74,8	3,3	40,8	3,8	0,4	5,1	4,0
15	370	80,0	3,9	35,5	2,8	0,4	4,8	3,0
16	410	79,5	3,5	45,3	4,1	0,3	5,3	1,3
17	400	76,7	2,8	38,6	2,9	0,4	5,0	4,3
18	350	60,5	3,8	33,3	2,8	0,5	5,2	4,3
Average	370	70,0	3,5	37,7	3,6	0,4	5,3	3,9

Although the *Poa alpina* material suffered much from the attack of rust in the summer 1926 (some damage was also caused by rabbits), which necessitated the exclusion of rather many individuals in the different series (see the tables), the values obtained are believed to express with sufficient clearness the variation of the characteristics

investigated. The Stockholm and Öland series differ from all the rest in having larger spikelets; the length of the spikelet, as well as the number of flowers in the spikelet is considerably greater than in the following series. The Öland plants (see fig. 1) are more extreme with regard to the number of flowers in the spikelet than the Stockholm plants and in addition differ from the latter by having a longer ligule, which attains an average length of 1,2 mm. It should be added that the vegetative parts in these two series, as well as in the Kleva series, are more glaucous than in the rest of the series. The Kleva series on the whole resembles more the alpine series in its morphological

TABLE 5. *Poa alpina No. 555, Hjerkinn.*

No.	Length of the longest stem	Sterile rosette leaves		Uppermost stem leaf		Length of the ligule of the sterile rosette leaves	Spikelets	
		Length	Width	Length	Width		Length	Number of flowers
1	340	51,8	3,7	17,5	3,9	0,4	viv.	viv.
2	310	62,3	3,2	18,5	4,6	0,4	»	»
3	280	60,3	3,4	—	4,3	0,3	»	»
6	310	62,5	3,3	19,0	3,8	0,3	»	»
7	310	60,0	4,3	17,8	4,3	0,3	»	»
10	340	44,8	2,4	21,5	3,5	0,4	5,8	4,5
11	390	62,5	3,6	18,8	4,1	0,4	viv.	viv.
12	410	56,3	3,8	25,0	4,5	0,3	5,5	4,0
16	420	64,0	4,3	22,5	3,4	0,3	6,0	4,0
17	370	58,5	4,1	27,5	3,9	0,6	5,5	3,8
18	430	-	4,5	18,5	4,8	0,4	viv.	viv.
19	360	52,0	3,0	19,3	3,3	0,3	5,6	4,5
20	410	—	4,0	18,8	3,3	0,3	5,3	5,3
Average	362	57,7	3,6	20,4	4,0	0,4	(5,6)	(4,4)

features than the first mentioned lowland series. One of the alpine series (the one from near the top of Åreskutan) is viviparous, and two other alpine series (the ones from Abisko and Hjerkinn) comprise viviparous as well as normally sexual individuals (indicated in table 1 by spikelet values in parentheses). Fig. 2 shows sexual individuals from the cultivated Gällivare series, and fig. 3 illustrates viviparous clone individuals raised from viviparous mother plants of the Hjerkinn series from bulbils. The top series from Åreskutan apparently represents another type than the one transplanted from a lower level on the same mountain. It differs from the latter not only in being vivi-



Fig. 1. 629. *Poa alpina* oect. *pediaca* from Öland. Photo 1926. (The stick in this and the following photos 30 cm. high.)



Fig. 2. 469. Gällivare. Sexual individuals of *Poa alpina* oect. *subalpina*. Photo 1926.

parous, its ligule being longer, almost as long as that of the Öland series, and its stature much lower. The average height of the Abisko

plants is also lower than the rest of the series, with the exception of the Åreskutan top series, as seen from table 1. This is due to the

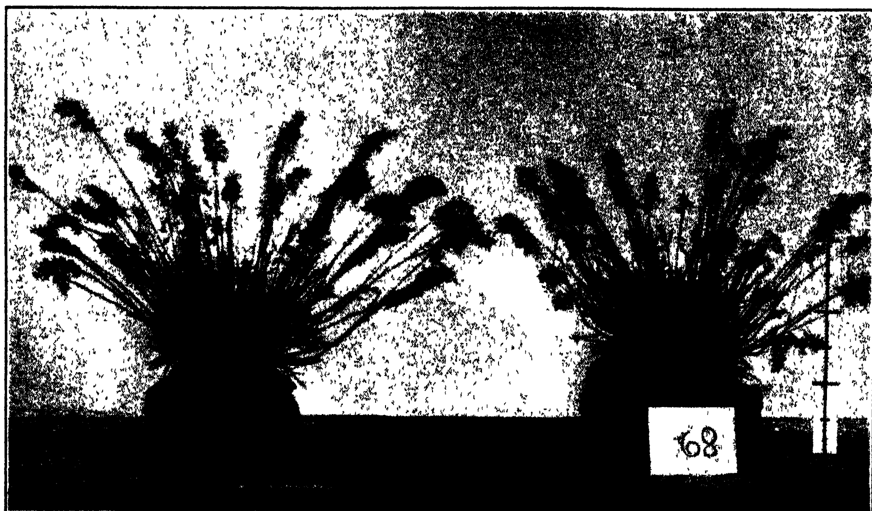


Fig. 3. 555. Hjerkinn. Viviparous clone individuals of *Poa alpina* oect. *subalpina*. Raised from a viviparous mother plant from bulbils. Photo 1926.

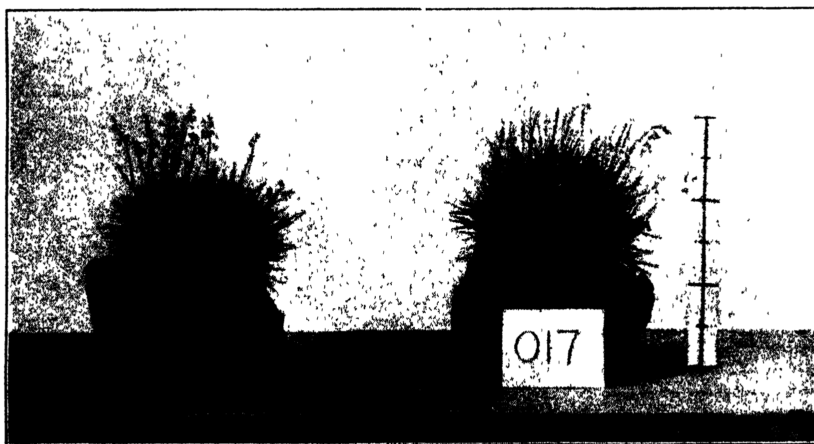


Fig. 4. 505. Abisko. Sexual clone individuals of *Poa alpina* oect. *alpina*. Photo 1926.

fact that the Abisko series comprises individuals, which differ considerably in stature. Some are as low as the plants of the Åreskutan top series, while others attain the height of the ordinary type. These height differences are repeated every year in the cultures and indicate

the hereditary nature of the characteristic in question. The heterogeneity of this series as to height is most probably due to the meeting and mixing at Abisko of the low-statured, high-alpine type (which most likely is the only one occurring on the higher levels of the adjacent Nuolja mountain) and the ordinary tall-growing type. Fig. 4 shows low-growing, sexual clone individuals of the cultivated Abisko series, and fig. 5 illustrates viviparous clone individuals of the same growth-habit raised from viviparous mother plants of the Abisko series from bulbils.

With regard to physiological differences it should be mentioned that the extreme, low-growing type suffers much in dry summers (for

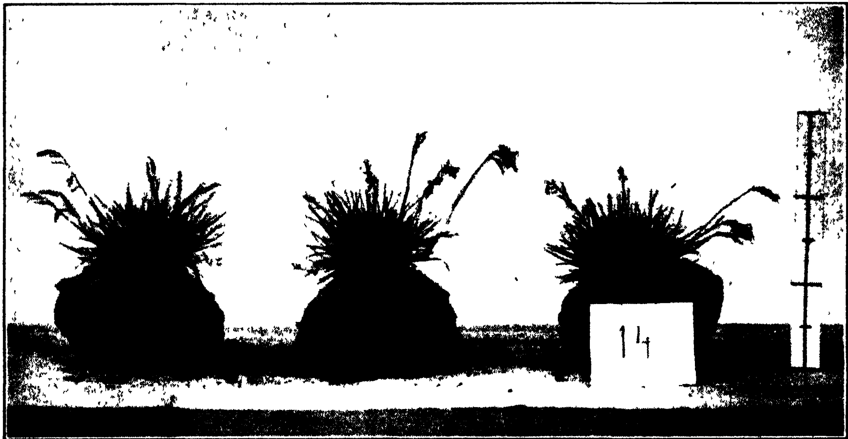


Fig. 5. 505. Abisko. *Poa alpina* oect. *alpina*; viviparous clone individuals raised from viviparous mother plants of the Abisko series from bulbils. Photo 1926.

instance in 1925), and very few culms are then developed. In summers with more moisture (for instance in 1926) a greater number of culms are developed although not nearly as many as in the other types (cf. the figs). The high-alpine type of *Poa alpina* thus resembles the corresponding types of for instance *Festuca ovina* and *F. rubra* as to water requirements (see TURESSON 1926 a). As to the water requirements of the other types it should be emphasized that the Stockholm and Öland plants (the Kleva plants seem to be intermediate between these and the tall-growing alpine series) are even less particular in this respect than the tall-growing alpine material. They thrive well and develop a heavy crop of culms and leaves even in dry summers (as in 1925), when the alpine material, especially the low-growing type, but to a less degree also the tall-growing type, suffers.

An investigation of the earliness of the cultivated material, made in two summers (1924 and 1926) according to the method described elsewhere (TURESSON 1926 a), has revealed small but important differences between the different series. Table 6 gives the values from the summer of 1926 (June 2nd.). The same differences were to be seen in 1924 (with the exception of the Abisko and the Åreskutan top series, which then were the earliest), while in the hot and dry summer of 1925 the differences, although present, were less marked and difficult to grade. The Abisko and the Åreskutan top series suffered much during the dry summer of 1925, as mentioned above, and this doubtlessly accounts for the low value in these series in 1926. The northern material, with the exception of the two series just mentioned and the

TABLE 6. *Differences in earliness.*

Field number	Transplanted from	Earliness
629	Öland	+ 4,0
820	Stockholm	+ 3,8
718	Kleva	+ 3,8
232	Åreskutan, 850 m. sup. m.	+ 4,5
319	» , 1350 m. sup. m.	+ 3,0
469	Gällivare	+ 4,6
505	Abisko	+ 3,1
583	Bodö	+ 3,8
555	Hierkinn	+ 4,7

series from Bodö, which latter corresponds as to earliness with other plant material from the Norwegian west-coast (see TURESSON 1926 a), is earlier than the lowland material, as might be expected. It is also seen that the Öland series is slightly earlier than the other two lowland series, resembling in this respect the Öland type of *Festuca ovina* (see TURESSON 1926 a). That the differences in earliness between different series are genetically founded seems quite certain, since they are repeated every year with some displacements according to the state of the weather in particular summers.

As to the clone series raised in 1923 measurements taken in 1926 show that the characteristics of the original transplants are reproduced in every detail in the clones. Transplants Nos. 1 and 11 of the Öland series, the first of which has the spikelet values 5,3 and 4,3, the second the values 7,3 and 7,0 (see table 2), reproduce in their clones these

characteristics giving the spikelet values 5,1 and 4,4 in the first case (12 plants), and the values 7,3 and 6,9 in the second case (14 plants). Similar clones have been raised from the Stockholm series (from transplants Nos. 4 and 10) and from the Kleva series (from transplants Nos. 9 and 16) with the same results. Among clone series raised from alpine material mention should be made of the clones raised from the Åreskutan top series and from low-growing transplants of the Abisko series, since these clones show exactly the same growth-habit as the original transplants. The results obtained from the study of the clone generations substantiate the view that the growth-habit, as well as other characteristics exhibited in the cultivated material, are hereditary in nature and not modificatorily induced.

When growing in its natural habitat on the alvar the Öland type often becomes much dwarfed, the culms become somewhat bulbed at the base, and the number of flowers in the spikelets is reduced. In this state the plant corresponds with the var. *nodosa* HARTM. of our floristic handbooks. By some writers (e. g. NEUMAN and AHLFVENGREN 1901) this form is held to be identical with *Poa badensis* HÆNKE, and the characteristics of the latter plant, relating to the shape of the panicle and the leaf margin, are added to the diagnosis of var. *nodosa*. These additional characteristics, however, do not hold good of our var. *nodosa*, neither cultivated nor when growing in its natural habitat, and the identification of *Poa badensis* with our var. *nodosa* is therefore wrong. Our variety has also sometimes been called *Poa alpina* var. *brevifolia* GAUD. subvar. *glaucescens* BECK in spite of the fact that the diagnosis given to var. *brevifolia* does not apply in the case of var. *nodosa* HARTM. The relatively long ligule characteristic of the Öland type also characterizes *Poa badensis*, but certain alpine types of *Poa alpina*, e. g. the Åreskutan top plants, may also have a longer ligule, as seen above. It is thus seen that the distinguishing features of *Poa alpina* var. *nodosa* rest on modificatory characters, and that therefore the diagnosis given only applies to the extreme habitat modification on the alvar in Öland (and in Gotland) but not to cultivated plants transplanted from the same locality. The extreme alvar modification thus represents a true *ecophene* (TURESSON 1922, p. 346).

Only future cultivation will be able to settle the question whether or not *Poa alpina* var. *minor* HOPPE is identical with the alpine types described above from near the top of Åreskutan and from Abisko (the low-growing individuals). Both modificatory and hereditary dwarfs naturally match the diagnosis given of var. *minor*, and speci-

mens so named might therefore represent modifications as well as hereditary variations.

From what is said above of the distribution of the different types, as well as of the results of the comparative cultures, no doubt can be felt as to the existence of different ecotypes within the Scandinavian species population of *Poa alpina*. The material may be grouped into the three following:

1. Oecotypus *alpinus*. Low-growing, high-alpine type with great water requirements. The type includes amphimicts as well as amphi-apomicts (TURESSON 1926 a) differing in morphological details. Hitherto obtained from near the top of Åreskutan and from Abisko.
2. Oecotypus *subalpinus*. Tall, with intermediate water requirements. This type also includes a number of amphimicts and amphi-apomicts differing in morphological details. Has apparently a wide distribution, mainly in the subalpine region.
3. Oecotypus *pediacus*. Tall, with larger spikelets than the previous type, and more glaucos. Water requirements low. Viviparous forms are absent, but the type includes amphimicts of differing morphology (with short and with long ligule, etc.). Restricted to the lowland, where it has isolated occurrences. Hitherto investigated from Stockholm and Öland. The var. *nodosa* HARTM. is an ecophene of this ecotype.

Even if not identical with any of our forms contained in oect. *pediacus* I am inclined to believe that *Poa badensis* nevertheless belongs to the oect. *pediacus* of *Poa alpina*. Extended cultures with material of *P. badensis* are, however, necessary before any safe conclusion can be reached on this point.

Of other alpine species with relic occurrences in the lowland *Viscaria alpina* has been tried. Due to certain difficulties in the cultivation of this species at Åkarp only meagre results have been obtained, however. The cultivated material has included alpine series (from Finse, Dovre, Nuolja) as well as lowland series (from Vickleby alvar in Öland, and from Vedeby in Blekinge, southern Sweden). One thing appears certain, and that is that the lowland series represent quite other types than the alpine series. The Öland type has succeeded better in the cultures than the rest. Seed plants raised in 1923 from the original Öland transplants differ from the alpine plants as follows:

flower colour more light-red, vegetative parts pronounced glaucos, length of the petal blades about 3,5 mm. (in the alpine plants 4,5—5 mm.), width of the petal blades in their broadest part about 2,5 mm. (in the alpine plants about 4 mm.). That the characteristics of the Öland type, the habitat modification of which is known to systematists as var. *petræa* FR., are of a hereditary nature seems clear.

II. THE RELIC NATURE OF POA ALPINA OECT. PEDIACA.

The data given above have shown that the *Poa alpina* population, like many, probably most of our common species (TURESSON 1922, 1925, 1926 b), is split into different ecotypes each specialized to a certain climatical region. From the isolated occurrences of the lowland ecotype (oect. *pediacus*) it might be suspected, that this became differentiated as a result of the seclusion of the lowland population from the alpine main population through barriers of some kind or other in the past or in the present. Chance isolations due to geographical barriers will certainly often in time exhibit peculiarities of characters not found, or only found sporadically, in the rest of the population (cf. BATESON 1913, HAGEDOORN 1921). That the lowland isolations of *Poa alpina* in Stockholm and Öland have primarily become differentiated as a result of a purely geographical seclusion from the alpine main population seems, however, out of the question. This lowland population represents an altogether different type from the alpine ones, as has previously been shown. It differs not only morphologically from these types but also with regard to earliness and water requirements, which latter characteristics clearly manifest the ecotypical nature of the lowland population. Whether the distinguishable units *within* the lowland ecotype should be considered as having originated and become maintained through geographical isolation is another question. The Stockholm and the Öland series differ from each other in morphological details, as stated above, and the interpretation of these two types as colonies within the lowland ecotype, which have maintained their respective morphological features on account of purely geographical isolation, or in other words their interpretation as *seclusion types*, as isolated colonies of this nature may be called, seems rather safe.

It is thus evident that, on account of its ecotype nature, the lowland population of *Poa alpina*, as it is found in Stockholm and in Öland, cannot be interpreted simply as a seclusion type. The question whether oect. *pediacus* has been evolved from the alpine populations through

selection of biotypes fitted for lowland conditions then becomes of the greatest interest. It will at once be seen that the possibility of such a differentiation of oect. *pediacus* is dependent on the genotypical composition of the alpine *Poa alpina* populations, which have immigrated into Scandinavia after the melting of the inland ice. We are at present, from fossil finds, tolerably well acquainted with the flora that immigrated as the ice retreated. From the fact that the first flora, the *Dryas* flora, also contained a number of water plants (species of the genera *Batrachium*, *Hippuris* and *Myriophyllum*) the conclusion has been drawn that the climate during the *Dryas* period was far from being arctic. ANDERSSON (1903) and STOLLER (1911) even went so far as to assume a July temperature of about + 6° C; STOLLER assumed besides a mean temperature of at least + 3° C during 4—5 months of the year. However, theoretical considerations as to conditions of light and temperature prevailing in the fresh water bodies at that time seem to show that the above mentioned water plants might have flourished in southernmost Sweden even at a July temperature of about + 4,5° C (cf. the survey in NATHORST 1914, pp. 286—290). Apart from such considerations the necessity of paying due attention to the ecotypical differences existing within a species has to be emphasized. On account of the often very slight morphological differences between different climatical types of a species, conclusions as to the kind of type present in a certain layer cannot be drawn from fossil material with any degree of certainty. This is a deplorable fact, but it does not entitle to any negligence of the question. We must, I think, make use of our knowledge not only of the present *distribution* of the species but also of the present *structure* of the species in elucidating things and events pertaining to the flora and fauna of the past. In exemplifying the importance of distribution the case of *Hippuris vulgaris* L. might be mentioned, a species cited by STOLLER (1911) in support of his views on the temperature existing during the *Dryas* period. We now know that this plant extends in Greenland even north of the 76° Lat. N. (cf. OSTENFELD 1925), where the July temperature, as well as the yearly mean, must be very much lower than the temperature accepted by STOLLER. The July temperature must be even lower than + 4,5° C on this latitude, as the mean temperature of this month already at Upernivik, on 72° 47′ Lat. N., is as low as + 4,8° C (WARMING 1887). It is thus seen that a close inquiry of the present distribution of a species is needed before use can be made of that species as a climatical indicator.

The same holds true with regard to the structure of a species. Although some writers have touched upon the question (WESENBERG-LUND 1906, ANDERSSON 1909, 1910) the significance of the numerous hereditary, climatical types composing our ordinary species could not be fully appreciated or made use of before the data on this subject had accumulated. We now know that many, probably most of our common species are split into a number of specialized climatical, hereditary types, or ecotypes (TURESSON 1922, 1923, 1925, 1926 b). This fact evidently complicates the history of immigration of a species into a region formerly glaciated. We cannot content ourselves any longer with the belief that the immigration of a species has been restricted to the period which corresponds to the layer, where fossil remains of that species are found. For, granting that the splitting up of our common species into ecotypes was completed already before the last glaciation — and nothing contradicts such a view — then the ecotypes of a certain species might have immigrated and spread during different climatical periods. That the immigration into the Scandinavian peninsula of the above mentioned water plants, e. g. of *Hippuris vulgaris*, should have been restricted to the *Dryas* period seems altogether unlikely, as does also the belief that a number of northern plants now growing in southernmost Sweden (*Calla palustris* L., *Lobelia dortmanna* L., *Oxycoccus palustris* PERS., etc.) should be remnants from the first flora (ARESCHOUG 1867). That the alpine ecotypes of these and other species immigrated into the country during the *Dryas* period or slightly later, is however very plausible, since the climatical conditions of that early time were in harmony with the requirements of these ecotypes. The immigration of the lowland ecotypes of these and other species, on the other hand, has most likely taken place much later and during epochs, which on account of a suitable climate for these ecotypes favoured their spread. That the widely spread plants inhabiting the ice-free tundras of Middle Europe during the last glaciation (for instance *Melandrium rubrum* (WEIG.) GARCKE and *Ranunculus acris* L.) were here represented in their alpine ecotypes has been suggested on a previous occasion (TURESSON 1925, p. 229).

The very fact that different ecotypes exist within *Poa alpina* thus favours in a measure the view that the alpine ecotypes of this species have immigrated into Scandinavia during the *Dryas* period, and that the lowland ecotype has immigrated quite independently of these first populations during a much later and warmer period. The interpretation of the lowland isolations as glacial relics from the first popula-

tions, had consequently to be abandoned, if such a history of immigration could be proved. However, the possibility still remains, that oect. *pediacus* has become differentiated from the first alpine populations that immigrated, through selection of biotypes fitted for lowland conditions. The difficulties met with at this stage are, however, so grave that the value of such a theory becomes rather imaginary. That, in response to extreme habitat conditions, a differentiation of specialized types from a heterogeneous species population may take place is quite certain, as I have been able to show in the case of local dune types of *Hieracium umbellatum* L. on the Swedish west-coast (TURESSON 1922, pp. 338—339). However, the genotypical composition of the first immigrating *Poa alpina* populations must have had quite another character than that of the present *Hieracium umbellatum* population in Sweden. The strong selection, which the first immigrating *Poa alpina* populations must have been subjected to, and the simultaneous elimination of biotypes not hardy enough, has undoubtedly thinned these populations to such an extent that a subsequent differentiation of a lowland ecotype from this strongly selected material has been impossible. The fact that there is a continuous progress toward homozygosis when selection is directed toward an extreme type (cf. WRIGHT 1921) gives a particular strength to this view. It also harmonizes with known facts as to the successive changes in the genotypical composition of a population migrating through different climatical zones (TURESSON 1925, pp. 228—229), which migration has been found to change the genotypical composition of the population so effectively that even a differentiation of oect. *alpinus* from oect. *subalpinus* has been impossible (as in the case of *Melandrium rubrum*, *Ranunculus acris*, *Geum rivale* L. and *Rumex acetosa* L. in the Alp range). The loss of genotype factors, which follows with the elimination of certain biotypes from the population, when it spreads over an area comprising different climatical belts, makes this peculiarity intelligible.

It follows from what has been stated above that the interpretation of the lowland ecotype of *Poa alpina* — and the same probably holds true of the lowland occurrences of *Viscaria alpina* — as glacial relics from the first flora that settled down in southernmost Sweden as the ice retreated must be very doubtful. The belief that the first immigrants of those species, which are found in fossiliferous deposits from the first part of the post-glacial time (as *Hippuris vulgaris, Myrtillus uliginosa* (L.) DREJ., *Menyanthes trifoliata* L., *Polygonum viviparum*

L., cf. WARBURG 1910), as well as the first immigrants of the species cited from ARESCHOUG (1867), should have contributed to the present populations of these species in southern Sweden must also be very questionable. All these pioneer populations have undoubtedly been subjected to selective processes of such a rigour, that the possibility of a subsequent differentiation of lowland ecotypes from this material became exhausted, as stated above. The species populations of the glacial flora followed the retreating ice to the north, where they are still found (probably together with eastern immigrants and some hibernants from Norway) in the form of alpine and subalpine ecotypes, while the southern part of the country became populated with new immigrants of these same species, our present lowland ecotypes, as soon as the climate allowed.

A few words should be said of the isolated occurrence of *Poa alpina* at Kleva. This lowland isolation resembles more the subalpine type, as seen from the tables. To draw the conclusion that the Kleva plant on this ground must represent a true glacial relic is evidently too rash. It may just as well, and certainly with greater probability, be regarded as a pseudo-relic, or as a recent (and transient?) immigrant. The same arguments may be advanced against the interpretation of, for instance, *Pinguicula alpina* as a true glacial relic (see introduction to this paper) in Gotland.

The question may be raised why a species like *Poa alpina*, although it is represented in the lowland in a special ecotype, has been unable to reach the same great distribution in the lowland as in the alpine regions. This peculiarity becomes intelligible when it is remembered that the ecotype differentiation in many species dates in all probability back to remote times, at least previous to the last glaciation. The glaciations, at least in Europe, meant great destruction to the lowland ecotypes, while the alpine ones were able to survive in ice-free refuges. A number of species populations were entirely deprived of their lowland ecotypes and are therefore at the present time only represented by arctic and alpine ecotypes (as *Dryas octopetala* L., *Loiseleuria procumbens* (L.) DESV., *Oxyria digyna* (L.) HILL, etc.). The lowland ecotypes of other species populations, even if not entirely destroyed, became through migrations much scattered and depauperated with regard to their biotype contents. To this latter group of species *Poa alpina*, no doubt, belongs. Its lowland ecotype

is in Sweden restricted to a few localities, and this rarity is most probably due to a destruction of a great part of its original number of biotype components (cf. TURESSON 1922, pp. 341—342). The biotype pauperization of formerly extensive lowland populations is best seen in the disappearance of such species as *Najas flexilis* (WILLD.) R. & S. and *Trapa natans* L. from Sweden, which was caused by climatical changes, as is well known. The last biotype remnants of these species in recent time were found to differ from the surrounding main populations outside of Sweden and were therefore named var. *microcarpa* (NILSSON 1881) and var. *conocarpa* (ARESCHOUG 1873) respectively, which illustrates in its way the elimination and selection processes within species populations.

It should be said in conclusion that the attempt made by some workers, mostly zoologists, to explain the origin of morphological and physiological characteristics of so-called relics in Lamarckian terms (cf. EKMAN 1914) must undoubtedly be abandoned and replaced by an interpretation, which conforms more closely to modern genetical views on the hereditary structure of the species.

SUMMARY.

1. Lowland isolations of *Poa alpina*, and also a few of *Viscaria alpina*, have been compared in cultures with alpine series of the same species in order to test the nature of different characteristics (whether modificatory or hereditary) and to ascertain whether the lowland isolations of these species are to be regarded as true glacial relics from the first flora that immigrated into the country upon the melting of the inland ice, a theory accepted by leading scientists.
2. The results of the cultivation have shown that the Scandinavian population of *Poa alpina* is split into three different ecotypes: an alpine (oect. *alpinus*), a sub-alpine (oect. *subalpinus*), and a lowland ecotype (oect. *pediacus*), which are shortly diagnosed. It is also shown that the form occurring in Öland and in Gotland, var. *nodosa* HARTM., is only an extreme habitat modification of oect. *pediacus*.
3. Oect. *pediacus* differs not only morphologically from the other *Poa alpina* types but also with regard to earliness and water requirements and cannot therefore be regarded as a product of a purely geographical chance isolation. Such *seclusion types*, as units resulting from geographical chance isolation are termed in this paper, may however exist *within* oect. *pediacus*.

4. In discussing the possibilities of a differentiation of oect. *pediacus* from the alpine populations through selection of biotypes fitted for lowland conditions the conclusion is drawn, that the strong selection which the first immigrating *Poa alpina* populations must have been subjected to, and the simultaneous elimination of biotypes not hardy enough, must have thinned these populations to such an extent that a subsequent differentiation of a lowland ecotype from this strongly selected material has been impossible.
5. It follows that the belief that the lowland occurrences of *Poa alpina*, and other species with a northern stamp, are glacial relics, descending from the first immigrants of these species which settled down in southernmost Sweden as the ice retreated, has undoubtedly to be abandoned. The species populations of the glacial flora followed the retreating ice to the north, where they are still found in the form of alpine and subalpine ecotypes, while the southern part of the country became populated with new immigrants of these same species, our present lowland ecotypes, as soon as the climate allowed.
6. The rarity and scattered occurrences of oect. *pediacus* in Sweden is most probably due to biotype pauperization. The glaciations in Europe meant great destruction to the lowland ecotypes of different species, while the arctic and alpine ecotypes were able to survive in ice-free refuges. A number of species populations were entirely deprived of their lowland ecotypes and are therefore at the present time only represented by arctic and alpine ecotypes (as *Dryas octopetala*, *Loiseleuria procumbens*, *Oxyria digyna*, etc.).

LITERATURE CITED.

1. ANDERSSON, G. 1896. Svenska växtvärldens historia. 2nd ed. Stockholm. German edition in Engler's Jahrb., vol. 22.
2. — 1903. Klimatet i Sverige efter istiden. Nordisk Tidskr., H. 1.
3. — 1909. The climate of Sweden in the late-quaternary period. Sveriges Geol. Unders., Ser. C. Nr. 218.
4. — 1910. Swedish climate in the late-quaternary period. Die Veränd. d. Klim. s. d. Max. d. letzt. Eisz. Stockholm.

4 a. ANDERSSON, G. och BIRGER, S. 1914. Några huvuddrag i Stockholmstraktens naturförhållanden och växtgeografi. In Stockholmstraktens växter. Stockholm.

5. ARESCHOUG, F. W. C. 1867. Bidrag till den skandinaviska vegetationens historia. Acta Univ. Lundensis, Tom. 3 (1866).

6. ARESCHOUG, F. W. C. 1873. Om *Trapa natans* L. och dess i Skåne ännu lefvande form. Öfvers. af Vet.-Akad. Förh., Årg. 30, Nr. 1. English transl. in Journ. Bot., Aug. 1873.
7. BATESON, W. 1913. Problems of genetics. New Haven and London.
8. CONWENTZ, H. 1901. *Betula nana* lebend in Westpreussen. Naturw. Wochenschr., H. 1.
9. EKMAN, S. 1914—1915. Vorschläge und Erörterungen zur Reliktenfrage in der Hydrobiologie. Arkiv f. Zool., Bd. 9.
10. — 1914. Artbildung bei der Copepodengattung *Limnocalanus* durch akkumulative Fernwirkung einer Milieuveränderung. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre, Bd. 11.
11. FOCKE, W. O. 1890. Die Herkunft der Vertreter der nordischen Flora im niedersächsischen Tieflande. Abh. Nat. Ver. Bremen, Bd. 11.
12. HAGEDOORN, A. L. and A. C. 1921. The relative value of the processes causing evolution. The Hague.
13. JOHANSEN, A. C. 1908. Om Brugen af Betegnelsen »Relikt» i Naturhistorien. Medd. Dansk Geol. Foren., Nr. 14.
14. JOHANSSON, K. 1897. Hufvuddragen af Gotlands växttopografi och växtgeografi grundad på en kritisk behandling af dess kärlväxtflora. K. Sv. Vet.-Akad. Handl., Bd. 29.
15. LANGE, J. 1878. Nogle Bidrag til Spörgsmaalet om Ændringerne i Danmarks Plantevæxt. Geogr. Tidsskr., Bd. 2.
16. LOVÉN, S. 1862. Om några i Vettern och Venern funna Crustaceer. Öfvers. af Vet.-Akad. Förh., Årg. 18, Nr. 6 (1861).
17. MINDER, FR. 1915. *Rubus chamæmorus* in Nordwestdeutschland. Abh. Nat. Ver. Bremen, Bd. 23.
18. NATHORST, A. G. 1871. Om några arktiska växtlemningar i en sötvattenslera vid Alnarp i Skåne. Acta Univ. Lundensis, Tom 7 (1870).
19. — 1895. Ett par glaciala »pseudorelikter». Botaniska Notiser 1895.
20. — 1914. Neuere Erfahrungen von dem Vorkommen fossiler Glacialpflanzen und einige darauf besonders für Mitteldeutschland basierte Schlussfolgerungen. Geol. Fören. Förh., Bd. 36.
21. NEUMAN, L. M. och AHLFVENGREN, F. 1901. Sveriges flora. Lund.
22. NILSSON, N. HJ. 1881. *Najas flexilis* (WILLD.) ROSTK. & SCHMIDT och dess förekomst i Sverige. Botaniska Notiser 1881.
23. OSTENFELD, C. H. 1925. Flowering plants and ferns from NW. Greenland coll. during the jubilee expedition 1920—22, and some remarks on the phytogeography of North-Greenland. Medd. Grönl., Bd. 68.
24. PLETTKE, FR. 1903. Botanische Skizzen vom Quellgebiet d. Ilmenau. Abh. Nat. Ver. Bremen, Bd. 17.
25. SELANDER, S. 1911. Om s. k. subatlantiska glacialrelikter. Svensk Bot. Tidskr., Bd. 4.
26. SERNANDER, R. 1894 a. Om s. k. glaciala relikter. Botaniska Notiser 1894.
27. — 1894 b. Studier öfver den gotländska vegetationens utvecklingshistoria. Upsala.
28. STOLLER, J. 1911. Die Beziehungen der nordwestdeutschen Moore zum nacheiszeitlichen Klima. Zeitschr. Deutsch. Geol. Gesellsch., Bd. 62 (1910).

29. TURESSON, G. 1912. *Colias palæno* i Sydsverige. Entomol. Tidskr., Bd. 33.
30. — 1922. The genotypical response of the plant species to the habitat. Hereditas, Bd. III.
31. — 1923. The scope and import of genecology. Hereditas, Bd. IV.
32. — 1925. The plant species in relation to habitat and climate. Contributions to the knowledge of genecological units. Hereditas, Bd. VI.
33. — 1926 a. Studien über *Festuca ovina* L. I. Normalgeschlechtliche, halb- und ganzvivipare Typen nordischer Herkunft. Hereditas, Bd. VIII.
34. — 1926 b. Die Bedeutung der Rassenökologie für die Systematik and Geographie der Pflanzen. FEDDE, Repertorium, Beih., Bd. 41.
35. WAHLGREN, E. 1909. Glaciala relikter och pseudorelikter bland våra dagfjärilar. Fauna och Flora, Bd. 4.
36. WARBURG, E. 1910. On relics in the Swedish flora. Bull. Upsala Geol. Instit., Vol. 9.
37. WARMING, E. 1887. Om Grönlands Vegetation. Medd. Grönl., Bd. 12.
38. — 1904. Den danske Planteverdens Historie efter Istiden. Kjöbenhavn.
39. WEBER, C. A. 1906. Die Geschichte der Pflanzenwelt des norddeutschen Tieflandes seit der Tertiärzeit. Résult. scient. du congrès intern. de Bot. Wien 1905. Jena.
40. WESENBERG-LUND, C. 1902. Sur l'existence d'une faune relicte dans le lac de Furesö. Overs. Kgl. danske Vid. Selsk. Forh., Nr. 6.
41. — 1904. Om en nulevende i vore Söer indelukket marin arktisk Istidsfauna. Geogr. Tidsskr., Bd. 17.
42. — 1906. Om Kvartærgeologernes Stilling til Begrebet biologisk Variation. Medd. Dansk Geol. Foren., Nr. 12.
43. — 1910. Grundzüge der Biologie und Geographie des Süsswasserplanktons, nebst Bemerkungen über Hauptprobleme zukünftiger limnologischer Forschungen. Intern. Revue d. ges. Hydrob. u. Hydrogr., Bd. 3.
44. WILLE, N. und HOLMBOE, J. 1903. *Dryas octopetala* bei Langesund. Eine glaciale Pseudorelikte. Nyt Mag. f. Naturv., Bd. 41.
45. WITTE, H. 1906. Till de svenska alfvarväxternas ekologi. Uppsala.
46. WRIGHT, S. 1921. Systems of mating. V. General considerations. Genetics, Vol. 6.

DIE BEDEUTUNG W. JOHANNSEN'S FÜR DEN DÄNISCHEN WALDBAU

VON *L. A. HAUCH*
KOPENHAGEN

Es ist mir eine erwünschte Gelegenheit, die Bedeutung, welche das Lebenswerk von W. JOHANNSEN für den dänischen Waldbau gehabt hat, einigermassen darlegen zu können. Und wenn »Hereditas» in dieser Weise mir die Möglichkeit geboten hat, einige Züge meiner Erfahrungen darzustellen, wird es vielleicht damit in Verbindung stehen, dass ich meines hohen Alters wegen übersehen kann, was in unseren dänischen Waldungen in einer so langen Reihe von Jahren vorgegangen ist, und unter derartigen Verhältnissen, dass kaum sonst jemand in so ausgedehntem Masse ein offenes Auge dafür bekommen haben kann, wie die Forschung W. JOHANNSEN'S in unser Fach eingegriffen hat.

Besonders habe ich den Wirkungen verschiedener Provenienz der Eiche gegenüber folgen können; denn in den für dänische Verhältnisse ausgedehnten Revieren, an welchen meine Tätigkeit geknüpft gewesen ist — Frijsenborg im Inneren von Jütland, Bregentved im mittleren Teile von Seeland, und die an allen Seiten von der See umschlossene Insel Langeland — habe ich umfassende Kulturen der Eiche vornehmen müssen. Schon in den Jahren um 1875 bin ich damit beschäftigt gewesen; es findet sich in einem Walde — dem sogenannten »Tinningskov» — bei Frijsenborg ein Eichenbestand, in welchem ein Stein mit der Inschrift »Oppen-Schildens Egehauge 1878» aufgestellt ist. Die Kulturen dieser Anlage sind von mir angefangen, und ich bin dadurch in der Lage gewesen, in weiterem Umfang mit Eichen verschiedener Provenienz arbeiten zu können. Denn indem ich — besonders bei Bregentved — die Aufgabe gehabt habe, umfassende Eichenkulturen anzulegen, wurde es für mich notwendig, grössere Partien von Eicheln herbeizuschaffen, und weil es mir in einer langen Periode meines Lebens nicht aufgegangen war, dass es nicht genug ist dass ein gegebenes Saatgut keimfähige Samen enthält, sondern dass es zugleich darauf ankommt, ob die Samen von derartigem Genotypus sind, dass

ein gesunder und lebenstüchtiger Bestand auf dem gegebenen Standort entstehen kann, war ich wegen der Keimfähigkeit des Saatguts sehr [illegible] die Herkunft machte ich mir aber keine Sorge, glaubte [illegible], dass, wenn nur die ausgesäten Eicheln keimten, auch ein Eichenwald entstehen würde. In den von mir angelegten Eichenkulturen ist dann demgemäss in weiter Ausdehnung Saatgut fremder Herkunft benutzt, aber ebenso — wenn möglich — einheimische Eicheln. Es ist dadurch in den Waldungen Bregentved's eine bunte Mischung von Eichenbeständen verschiedener Herkunft entstanden, in welchen sich — und oft Seite an Seite — Eichenbestände von dänischen Eicheln, und Bestände, wo südländische Eicheln verwendet sind, finden.

Dieses Verhältnis hat dazu geführt, dass verschiedene Vererbungsforscher die Waldungen bei Bregentved besucht haben — NILSSON-EHLE, CIESLAR, ENGLER nebst HESSELINK und VAN DISSEL aus Holland — und eben diese meine Eichenkulturen haben auch eine Verbindung zwischen W. JOHANNSEN und mir verursacht. Denn diese Eichenbestände sind in eigenartiger Weise ein Beispiel dafür, dass sich der Genotypus des einzelnen Individuums durch die Überführung in kältere Gegenden nicht ändert; man sieht, dass Eichen von Eicheln aus Teilen Europas, die südlicher als Dänemark liegen, ganz wie die Mutterbäume, von welchen des Saatgut genommen ist, längere Vegetationszeit haben wollen. Die Verfärbung und der Fall des Laubes findet viel später statt als an den einheimischen Eichen, und die Johannistriebe reifen später. Damit folgt bei Eichen südlicher Herkunft grössere Empfindlichkeit frühzeitigen Herbstfrösten gegenüber. Denn es scheint ein Zusammenhang zwischen dem Reifen der Johannistriebe und der Widerstandsfähigkeit dem Frost gegenüber zu bestehen; auch KÖLPIN RAVN äussert sich (1913) in dieser Richtung. »Es dreht sich um Störung der Kohlensäureassimilation in der letzten Hälfte der Wachstumsperiode der Bäume, und es zeigt sich, welchen enormen Einfluss eine Schwächung dieses Prozesses für das Reifen der Triebe hat. Eine derartige Schwächung kann z. B. von klimatischen Verhältnissen des Nachsommers und der Herbstmonate herrühren. Diese Verhältnisse zeigen die Gefahr des Anbaus südländischer Varietäten, welche eben durch lange fortgesetzten Wuchs charakterisiert sind.« (KÖLPIN RAVN 1913).

Und mit dem späteren Reifen der Johannistriebe an den südländischen Eichen folgt wieder, nachdem der Meltau im Jahre 1907 bei uns seinen Einzug gehalten hat, ein Unterschied der Gewalt des Angriffes an Eichen verschiedener Provenienz, so dass Eicheln dänischer

Abstammung scheinbar Pflanzen geben, welche für den Meltau weniger empfänglich sind als Pflanzen aus südländischen Eicheln. Es scheint sich wirklich so zu verhalten, dass kein eigentlicher Unterschied in der Empfänglichkeit der Eichen verschiedener Herkunft besteht; aber, wie gesagt, es findet sich ein Unterschied in Beziehung auf das Reifen der Johannistriebe, und das bringt sekundär ganz passiv schwächere oder stärkere Meltauansteckungen mit sich. Und dieses wird davon herrühren, dass eine enge Verbindung zwischen Entwicklung der Johannistriebe und Bösartigkeit des Meltauangriffes besteht: je lebhafter die Bildung von Johannistrieben vor sich geht, je länger sie fortgesetzt wird, desto heftiger wird der Angriff. Dadurch erklärt sich auch, dass in den letzteren Jahren, wo der Angriff des Meltaus an Eichen aus dänischen Eicheln weniger merkbar gewesen ist, derselbe an Eichen fremder Herkunft stets noch gesehen wird.

Nun besteht aber nicht nur ein Unterschied in der Entwicklung der Eichen aus fremden und aus dänischen Samen; man begegnet auch einem Unterschied in dieser Beziehung zwischen Eichen aus Samen von verschiedenen Gegenden innerhalb der Grenzen des Landes. Trotz der Kleinheit unseres Landes variieren die klimatischen Verhältnisse innerhalb seines Gebietes so stark, dass es meines Erachtens einen entscheidenden Einfluss auf die Entwicklung unserer Holzarten haben kann, ob die milderen oder die kühleren Gegenden des Landes in Frage kommen. Der Führer der dänischen Forstwirtschaft, P. E. MÜLLER, hat zwar behaupten wollen, dass es innerhalb der Grenzen Dänemarks klimatische Unterschiede von nennenswerter Bedeutung für die Entwicklung der Hölzer nicht gäbe; ich glaube dagegen Erfahrungen gesammelt zu haben, die mich zur entgegengesetzten Auffassung geführt haben.

Diese Sache wird durch die beistehende Landkarte Dänemarks beleuchtet. Auf dieser Karte ist die Dauer der frostfreien Periode in den verschiedenen Gegenden des Landes durch Schraffierung verschiedener Stärke bezeichnet, derart dass die dunkelsten Teile Gegenden des Landes angeben, wo die frostfreie Periode die kürzeste ist — bis zu nur 140 Tagen; die lichteren Schraffierungen bezeichnen dagegen Teile Dänemarks mit längerer Dauer der frostfreien Periode — bis über 200 Tage. Diese bedeutenden Unterschiede werfen ein aufklärendes Licht auf die Frage, welche Holzarten in den verschiedenen Gegenden spontan vorkommen können. RAUNKIÆR sagt (1907, S. 123): »Wenn es darauf ankommt, durch die Pflanzenwelt einen Erdstrich in Beziehung auf seine Bedingungen für Pflanzenkultur zu charakterisieren, dann

muss es am richtigsten dadurch geschehen, dass man berücksichtigt, wie die Pflanzenwelt sich in der ungünstigsten Jahreszeit verhält und

140 160 Tage.
160 180 —„— .
180 200 —„— .
200 220 —„— .
länger als 220 Tage.

Aus Beobachtungen des Meteorologischen Instituts. *Von H. Hansen ausgearbeitet.*

Fig. 1. Mittlere Dauer der frostfreien Periode in Dänemark.

im welchem Grade diese Jahreszeit der Existenz der Lebensformen, zu welchen die verschiedenen Kulturpflanzen gehören, hinderlich ist.»

Es ist eben die Dauer der frostfreien Periode, welche hier Einfluss haben wird, so dass die Partien der Karte, die eine Dauer der frostfreien Periode von etwa 200 Tagen andeuten, Teile des Landes bezeichnen werden, wo der Buchenwald — wenn sonst günstige Verhältnisse des Standorts vorhanden sind — einen Reichtum an anderen Laubhölzern — und nicht am wenigsten an Eschen — eingemengt enthalten wird. In den inneren Teilen des Landes, wo die Dauer der frostfreien Periode bis auf 140 Tage herabsinken kann, wird dagegen der Buchenwald am häufigsten rein sein.

Und ausserdem zeigen die lichteren oder dunkleren Zonen der Karte Strecken Dänemarks wo die Eichen verschiedener Provenienz dem Klima, besonders der Temperatur des Herbstes gegenüber in verschiedener Weise reagieren werden. Ich habe (1916, S. 258) darauf hingewiesen, dass der wenig ermunternde Anblick, welchen die Eichensaaten in Westjütland abgeben, zum Teil vielleicht davon herrühren kann, dass eben fremde Eicheln verwendet sind; und wenn dänisches Saatgut benutzt ist, dieses aus den milderen Gegenden Dänemarks gekommen ist. Diese Dinge, auf welche ich, wie gesagt, 1916 hingewiesen habe, werden nun wieder durch die Äusserungen von LORENZ SMITH (1925) bestätigt, welche in ähnlicher Richtung gehen. Es wird — als Resultat des in Skjærbæk angelegten Versuchs — hier erwähnt, dass Eichen aus Gegenden Jütlands, wo die Dauer der frostfreien Periode 140—160 Tage beträgt, weniger durch mangelhaftes Reifen und dementsprechende Beschädigung durch Winterkälte leiden werden als Eichen aus Vemmetofte im südlichen Seeland, wo die Dauer der frostfreien Periode 180—200 Tage beträgt. Und es wird von der stärkeren Entwicklung der Johannistriebe an den seeländischen als an den jütländischen Eichen gesprochen; die letzteren bilden häufiger nicht Johannistriebe, sondern begnügen sich mit wohlentwickelten Frühjahrstrieben, welche vor Beginn des Herbstes ausreifen, selten von Meltau angegriffen und deshalb in geringerem Grade durch die Winterkälte geschädigt werden.

Die im Vorhergehenden erwähnten Beobachtungen werden durch einen vom dänischen forstlichen Versuchswesen bei Sorø angelegten Versuch mit Eichen verschiedener Provenienz näher bestätigt. Man sieht hier, dass Eichen aus Hald Eichenwald bei Viborg in Jütland — eine Gegend wo die Dauer der frostfreien Periode etwa 140 Tage beträgt — sich in ganz besonderer Weise durch robuste Triebe und wohlentwickelte Knospen auszeichnen. Es steht dies damit in Verbindung, dass eine verhältnismässig weit grössere Anzahl dieser Eichen

als Eichen fremder Provenienz oder als Eichen aus Bregentved nur Frühjahrstriebe entwickeln. In Bregentved ist die Dauer der frostfreien Periode 160—180 Tage; die von Bregentved stammenden Eichen haben dickere Johannistriebe als Eichen aus Holland und diese wieder dickere Johannistriebe als Eichen, welche von Eicheln aus südlicheren Teilen Europas herrühren.

Die südländischen Eichen in dem erwähnten Versuche — sowie im ganzen Eichen fremder Provenienz — haben ausserdem eine andere Formen-Entwicklung als Eichen einheimischer Samen; sie zeigen das, was man schwächere »Ausbreitungsfähigkeit» nennt.

»Ein Bestand — eine »Population» sagen wir in der Erblichkeitslehre — ist am häufigsten alles andere als einheitlich geprägt; am häufigsten werden zahlreiche Lebenstypen anwesend sein. Das Zusammenspiel derselben mit den Faktoren der Lebenslage wird das ganze Benehmen des Bestandes, das endliche Resultat des Verlaufs der ganzen Konkurrenz bedingen». Dieses Wort von W. JOHANNSEN kann einigermassen zur Beleuchtung der Frage, was Ausbreitungsfähigkeit sagen will, dienen. Bei den verschiedenen Holzarten wird ein Bestand eine grössere oder kleinere Anzahl von Lebenstypen enthalten; wenn in einer Baumschule ein Beet mit Buchen und ein ganz entsprechendes Beet mit Fichten verglichen wird, finden sich grössere Unterschiede zwischen den jungen Buchen als zwischen den jungen Fichten, es finden sich mehrere Lebenstypen in einer Population der Buche als in einer solchen der Fichte. Das heisst: Die Buche hat eine stärkere Ausbreitungsfähigkeit. Die Ausbreitungsfähigkeit wird bei verschiedenen Holzarten variieren, aber sie variiert auch an verschiedenen Rassen innerhalb derselben Holzart, und zwar so, dass die Ausbreitungsfähigkeit schwächer wird, je mehr wir uns dem Optimum einer Holzart nähern.

Und eben dieses macht sich in den erwähnten Eichenbeständen an Bregentved geltend, denn das Optimum der Eiche liegt — wie von A. OPPERMANN (1918) beleuchtet — viel südlicher als Dänemark. Dadurch erklärt sich, dass Bestände fremder Eichen — was beinahe immer Eichen aus Samen südländischer Herkunft bedeutet — weniger Lebenstypen als die dänischen enthalten werden, und die Ausbreitungsfähigkeit wird demgemäss schwächer sein als im einen Bestand aus Eicheln der gegebenen Gegend. Dazu kann jedoch ein weiteres Moment beitragen: unsere einheimischen Eichen tragen nur in spärlichen Mengen Eicheln; dieselben müssen deshalb aus vielen verschiedenen Beständen zusammengebracht werden, während in südlicheren Teilen

Europas — wegen der reicheren Samenmenge — die Eicheln einem einzelnen oder von wenigen Beständen entnommen werden können. Es ist deshalb wahrscheinlich, dass eine Partie einheimischer Eicheln mehr Biotypen enthalten wird als eine entsprechende Partie von Eicheln aus südlicheren Teilen Europas. Aus diesen beiden Ursachen lässt es sich erklären, dass die Ausbreitungsfähigkeit — wie erwähnt — an Eichen fremder Herkunft schwächer als an unseren einheimischen sein wird; und das sagt wieder, dass an Eichen aus südlicheren Ländern Europas als Dänemark eine grössere Anzahl ausgezeichnete Stämme als bei den einheimischen Eichen vorkommen werden.

Alle diese Tatsachen stehen mit dem, was W. JOHANNSEN dargelegt hat, im Einklang; sie stehen besonders in Einklang mit dem Satze, »dass geschlechtliche Fortpflanzung vor allem eine imponierende Vergessungsveranstaltung persönlicher Erlebnisse ist». Es ist dementsprechend hervorgehoben, dass Pflanzen, welche von Eicheln aus wärmeren Strichen Europas herrühren — hinsichtlich der Dauer der Wachstumsperiode gegenüber dem kälteren Klima, in welches sie übergeführt wurden ganz unempfindlich waren; sie haben die Vegetationszeit der Mutterbäume in dem milderen Klima, aus welchem sie stammen, nicht abgekürzt. Dass sie klimatischen Verhältnissen mit relativ frühem Herbst ausgesetzt wurden, hat keine Änderung in der vererbten Neigung den Wuchs fortzusetzen bewirkt, es ist nicht die Rede davon, dass diese Pflanzenindividuen sich der neuen Lebenslage angepasst haben. Man wird dadurch an einen anderen Ausdruck von W. JOHANNSEN erinnert (1921): »alles was man durch künstliche Behandlung der Tier- oder Pflanzenorganismen . . . erreicht zu haben meint, hat nie irgendwelche Änderung in der Richtung besserer Anpassung an irgend etwas herbeigeführt».

Es findet sich jedoch ein Vorgang, welcher oft Anpassung genannt wird; er besteht aber in etwas ganz anderem als man vormals angenommen hat. Und was Anpassung der Holzarten an den Standort eigentlich bedeutet, ist in JOHANNSENS »Arvelighed» in eigenartiger Weise beleuchtet.

Es heisst in »Arvelighed» (1923, S. 183): »Nach der uralten unrichtigen Auffassung der Vererbung als Übertragung persönlicher Eigenschaften auf die Nachkommenschaft, welche Auffassung den Vorstellungen DARWINS von der Wirkung einer Auswahl zugrundelag, müssten Eigenschaften, die ein Individuum während des Lebenslaufs »erwirbt», von

der Nachkommenschaft geerbt werden. LAMARCK versuchte auf diesem Wege eine Entwicklung im Laufe der Zeiten zu erklären. Aber die jetzt gewonnene Erfahrung, dass die persönlichen Abweichungen zwischen Individuen mit demselben Genotypus, z. B. einer reinen Linie, nicht erblich sind, sprechen am ehesten gegen die Erblichkeit erworbener Eigenschaften. Von vornherein kann die Möglichkeit doch nicht ausgeschlossen sein, dass, wenn eine besondere Lebenslage durch eine Reihe von Generationen Abweichungen in bestimmender Richtung hervorrufen, vielleicht zuletzt eine Änderung des Genotypus, eine erbliche Anpassung an diese Lebenslage erreicht werden könnte.

Bei Untersuchungen über diese Sache begegnen uns dieselben Schwierigkeiten wie bei dem Studium der Wirkung einer Auswahl. Auch hier muss ein gemischtes Versuchsmaterial irreleitende Resultate ergeben. Wenn wir z. B. bei Moorkulturen Hafer aussähen und nach Anbau in einer Reihe von Jahren beobachten dass der Hafer ein anderes Gepräge hat — z. B. mehr breitblätterig und dunkler grün als der ursprüngliche Hafer ist — und dass das genannte Gepräge bei erneutem Anbau unter den alten Lebensverhältnissen sich erhält — dann könnte man glauben, dass die Lebenslage in der moorigen Gegend den Hafer umgeprägt hätte. Aber nur falls man mit einheitlichem Material gearbeitet hätte, würde die Annahme berechtigt sein; sonst wäre anzunehmen, dass das ursprüngliche Saatgut ein Gemenge gewesen wäre, und dass der Anbau in den Mooren günstiger für gewisse Lebenstypen des Gemenges als für andere gewesen wäre. Und was z. B. die Widerstandsfähigkeit der Getreide-Rassen gegen Winterkälte oder gegen Angriffe der Pilze betrifft, hat NILSSON-EHLE gezeigt, dass die Grade dieser Eigenschaften von verschiedenen gleichsinnigen Genen bedingt ist. Scheinbare erbliche Anpassung z. B. an kalte Gegenden konnte deshalb durch Ausmerzung der am wenigsten widerstandsfähigen Lebenstypen in einem gemengten Bestande erfolgen, besonders nach vorausgehenden Kreuzungen, welche das Auftreten neuer Kombinationen herbeiführen. Hier wird »scheinbar» gesagt, weil wir die genotypische Beschaffenheit des einzelnen Individuums im Auge haben; und diese wird hier nicht geändert! Dass die durchschnittliche Beschaffenheit eines gemengten Bestandes unter Verhältnissen wie die hier betonten sich ändern wird, ist eine Tatsache; aber die fehlende Analyse derartiger summarischer Resultate — eine Analyse, die erst das Prinzip der reinen Linien geschaffen hat — hat die fehlerhafte Annahme einer allmählich entstandenen erblichen Anpassung bedingt».

Nach einer Erwähnung der schönen Versuche von TURESSON

sagt W. JOHANNSEN weiter: »Die Genotypen, welche am leichtesten (»von selbst», d. h. ohne besondere zwingende Beeinflussungen) das für den Standort gewöhnliche sogenannte »Anpassungsgepräge» mitführen, werden die beste Aussicht zu gedeihen und sich am Standorte zu erhalten haben. In dieser Weise wird zweifellos eine Anpassung des Bestandes stattfinden. Aber TURESSON betont mit Recht, dass hier von Vererbung einer Anpassung welche das einzelne Individuum unter seinem Lebenslauf erworben hat, nicht die Rede ist. Dagegen geschieht eine Auswahl, aber wohl zu bemerken, zwischen schon existierenden oder dann und wann vorkommenden neuen genotypischen Kombinationen.»

Wie ich hier zu Beginn gesagt habe, meine ich, dass W. JOHANNSEN in eigenartiger Weise Bedeutung für den dänischen Waldbau gehabt hat und nicht am wenigsten durch seine Darlegung dessen, was man oft Anpassung nennt, nämlich dass sie in einer Auswahl unter den schon existierenden genotypischen Kombinationen besteht, wobei nichts neues geschaffen wird. Dieser Satz muss uns gegenüber dem, was wir wagen dürfen, vorsichtig machen. Ich habe davon gesprochen, dass man ein halbes Jahrhundert lang für die Bedeutung der Provenienz wenig Verständnis hatte, ganz naiv Einkäufe der Eicheln vornehmen konnte, ohne nach der Heimat des Samens zu fragen, darauf bauend, dass, wenn man nur gute Eicheln, in dem Sinne dass sie ein grosses Prozent keimfähiger Samen enthalten, zu Wege bringen konnte, man sich um die Herkunft des Saatguts nicht zu kümmern brauchte. Jetzt dagegen wird es verständlich, wie gebunden wir sind. Wir sollten in den kälteren Gegenden unseres Landes Rassen mit schwächeren Ausbreitungsfähigkeit nicht verwenden; aber dieses wird vielen als ein fremder Gedanke vorkommen, denn in demselben Grade wie die Ausbreitungsfähigkeit schwächer ist, wird wie gesagt der Bestand eine grössere Anzahl ausgezeichneter Individuen enthalten können; das hilft aber nicht in den Gegenden des Landes, wo das Klima zu kalt ist. In den kälteren Gegenden Dänemarks muss man Rassen mit schwächerer Ausbreitungsfähigkeit wegen ihrer grösseren Empfindlichkeit dem kalten Herbst gegenüber gewöhnlich vermeiden und lieber »härtere» Rassen verwenden. Man wird hier besonders auf Verwendung der Eicheln der betreffenden Gegend angewiesen sein. Die dunkleren oder lichteren Partien der Karte werden demgemäss Teile Dänemarks andeuten, wo man mit mehr oder weniger Risiko Eicheln südlicher Provenienz anwenden kann. Was W. JOHANNSEN gesagt hat, muss uns immer bedenklich machen, überhaupt fremdes Saatgut zu verwenden;

an jedem Standort Dänemarks wird man bei Verwendung von Eicheln der betreffenden Gegend auf der sicheren Seite sein. Am häufigsten werden die bei uns eingeführten fremden Eicheln aus Holland stammen und wenn auch Holland einen Teil von Europa bildet, an welchen man sich lieber als an südlicheren Länder unseres Weltteils wenden sollte, um Eicheln zu erhalten, so zeigt doch die Temperatur des Herbsts, wie sehr viel milder das Klima Hollands als das unsrige ist, indem die mittlere Temperatur für Oktober in Bregentved, Frijsenborg und Groningen in Holland beziehungsweise + 8,1; + 7,3; + 10 Grade ist. Es besteht indessen ein Unterschied hinsichtlich des Risikos, welcher mit der Verwendung der Samen südlicher Herkunft verbunden ist, ob von Langeland, wo die Dauer der frostfreien Periode über 220 Tage beträgt — in den letzten fünf Jahren ist sie 229 Tage gewesen — oder von Mitteljütland, wo sie bis auf 140 Tage herabsinken kann, die Rede ist.

»Wer die Stetigkeit des gesammten Waldwesens zu seinem Leitsatze macht, kann Samen fremder Herkunft nicht verwenden», sagt der bekannte forstliche Verfasser ALFR. MÖLLER; dies wird zwar mit besonderer Bezugnahme auf Kiefer und Fichte gesagt, aber auch wo von der Eiche die Rede ist, kommt dasselbe wieder; man sollte gegenüber fremden Samen oder Eicheln aus milderen Strecken Dänemarks in den kälteren Gegenden des Landes mit kurzen Dauer zwischen den Frostperioden — mit anderen Worten, zu den Teilen des Landes, die auf der Karte mit dunkler Farbe angedeutet sind — vorsichtig sein.

Nachdem man dem Begriff Erblichkeit gegenüber ganz unsicher gestanden hat, nachdem man wohl zunächst der Anschauung BORGGREVES zuneigte — BORGGREVE ist so weit gegangen auszusprechen, dass bei Entscheidung der Frage, welche Individuen schliesslich übrig bleiben, werden innere Anlagen nur eine untergeordnete oder gar keine Rolle spielen — muss die Klarlegung dieser Sache durch W. JOHANNSEN das Gewicht der erblichen Eigenschaften uns verständlich machen. Und wir müssen verstehen, dass dieses in der Beständigkeit des Genotypus sich gründet, in dem Umstand, dass er sich nicht verschieben lässt, wenn auch die Pflanzen unter die abweichendsten Lebenslagen kommen. W. JOHANNSEN (1921, S. 102) gibt dem Verhältnis einen bildlichen Ausdruck durch den Vergleich: »Ob reines Wasser zu Dampf gekocht oder vielleicht im Inneren eines Gletschers in Jahrtausenden gefroren war, so bleibt es doch fortdauernd derselbe Stoff mit denselben unveränderten Eigenschaften».

ZITIERTE LITERATUR.

1. HAUCH, L. A. 1916. Opbygning af Skov. Dansk Skovforenings Tidsskrift.
2. JOHANNSEN, W. 1921. Biologi. Köbenhavn.
3. — 1923. Arvelighed. IV Udg. Köbenhavn.
4. KÖLPIN RAVN, F. 1913. Egens Meldug. Det forstlige Forsögsvæsen i Danmark. IV.
5. OPPERMANN, A. 1918. Döende Egeskov i det sydlige Danmark. Dansk Skovforenings Tidsskrift.
6. RAUNKIÆR, C. 1907. Planterigets Livsformer. Köbenhavn.
7. SMITH, L. 1925. Gödningsforsög ved Nyanlæg af Skov paa midtjydsk Hedejord. Det forstlige Forsögsvæsen i Danmark. VIII.

ÜBER DIE HÄUFIGKEIT DER BASTARD-BILDUNG IN DER NATUR

VON *J. P. LOTSY*
VELP

DA der Mensch nun einmal nichts erschaffen kann, ist es klar, dass er — wenn auch unbewusst — bei der Produktion seiner Kulturgewächse und Haustiere die Methode der Natur nachgeahmt hat.

Daraus folgt dass — wie dies zuerst von DARWIN betont wurde — das Studium der Art und Weise, in welcher der Mensch seine Kulturprodukte züchtet, die beste Einführung in ein Verständnis des natürlichen Evolutionsprozesses ist.

Da die meisten Kulturprodukte recht alt sind, Reinkulturen aber erst vor wenigen Jahrzehnten angewandet wurden, war es a priori zu erwarten, dass Bastardierung — wenn auch ungewollte — einen bedeutenden Anteil an die Bildung unserer Kulturprodukte haben würde. Das Zunächstliegende wird aber meistens vernachlässigt und so konnte es geschehen, dass bis vor ein paar Jahrzehnten die Kreuzung in fast allen Erörterungen über den Ursprung unserer Kulturpflanzen und Haustieren nicht nur vernachlässigt sondern sogar eskamodiert wurde.

Nicht jedoch von den praktischen Züchtern, zumal nicht von den Gärtnern, die im Gegenteil die Kreuzung in ausgiebigstem Masse, wenn auch nicht wissenschaftlich genau, anwendeten.

Seit der Wiederentdeckung der Mendelschen Regeln, wissen wir aber, dass die sogenannte Variabilität unserer Kulturprodukte jedenfalls zum grössten Teile nur Diversität ist, welche durch die Neukombinationen von verschiedenen Eigenschaften innerhalb unserer, wie JOHANNSEN nachwies, wohl stets aus einem Gemisch von verschiedenen Genotypen bestehenden, Kulturrassen.

Wenn es auch am Anfang in der Art und Weise, in welcher die Landwirtschaft und die Gartenwirtschaft ihre Kulturprodukte erhielten wohl keinen grossen Unterschied gegeben haben mag, so ist z. Zt. dennoch ein bedeutender Unterschied vorhanden, indem die Landwirtschaft fast nur mit solchen Genotypen arbeitet, welche LINNÆUS

zu einer Art gerechnet haben würde, sich also auf Rassen- oder Varietätenkreuzungen beschränkt, während die Gartenwirtschaft nicht nur diese Kreuzungen ausführt, sondern auch solche zwischen verschiedenen Linneonten in den Kreis ihrer Züchtungen zieht. Daran hat wahrscheinlich der Wunsch, grossblütige Formen, polyploide Gigasformen zu erhalten, grossen wenn auch nicht vermuteten Anteil gehabt; das scheint mir wenigstens durch TSCHERMAK und BLEIER'S (1926) kürzlichen Untersuchungen über fruchtbare *Aegilops-Triticum*bastarde nahegelegt zu werden.

Die Zeiten, in welchen man glaubte, dass unsere Haushühner, unsere so sehr verschiedene Tauben- und Hunderassen durch Variation einer einzigen einheitlichen Species entstanden waren, liegen hinter uns, ebenso die Meinung, dass z. B. unsere Blumenzwiebeln- und Obstbaumsorten je eine besondere Varietät oder Mutation darstellten.

Bei diesen, seit ihrer Entstehung stets ungeschlechtlich vermehrten, Gewächsen lässt sich sogar der exakte Beweis erbringen, dass dem nicht so ist, indem sie sich bei Aussaat als oft sehr komplizierte Bastarde entpuppen. Ein schönes Beispiel davon liefert die von BATESON ausgesäte Queen Victoria-Pflaume, deren Nachkommenschaft erstaunlich viele Formen aufweist.

Gegen die Allgemeingültigkeit der Bastardierung als Evolutionsprinzip wird vielfach — wenn auch mit Unrecht — die Sterilität so vieler sogenannten Artbastarde angeführt. Es ist deshalb sehr zu begrüssen, dass TSCHERMAK und BLEIER den wichtigen Nachweis erbracht haben, dass anscheinend völlig sterile Artbastarde fertil werden können, in einer Weise, die sehr leicht für Mutation gehalten werden könnte.

Die von TSCHERMAK erhaltenen bigenerischen *Aegilops-Triticum*bastarde waren in den Versuchen vieler Jahre stets steril. 1921 fand er aber einen fertilen Bastard zwischen *Aegilops ovata* (haploid 14) und *Triticum dicoccoides* (haploid 14) und 1922 4 fertile Bastarde von *A. ovata* und *Triticum durum* (haploid 14). Alle waren Gigasformen und sind während 5 bzw. 6 Generationen fast völlig konstant geblieben. Die von BLEIER ausgeführte cytologische Untersuchung zeigte, dass echte Gigasformen mit doppelter Chromosomenzahl (haploid 28) vorlagen. Wie die Verdoppelung entstand, wurde nicht erörtert, möglicherweise durch einfachen Ausfall der Reduktionsteilung bei einem F_1-Bastard.

In Verbindung mit der Entstehung von Formen mit höheren Chromosomenzahlen in den bekannten Reihen bei einer und derselben

Gattung sind diese Untersuchungen von grossem Werte, ebenso für die Frage nach der Entstehung neuer »Arten» überhaupt.

Es fragt sich nun, inwieweit die Natur tatsächlich von der Bastardierung Gebrauch macht. Dass sie dies bisweilen in grossem Massstabe tut war schon lange durch die vielen *Salix*- und *Rubus*bastarde bekannt, während die schönen Untersuchungen von TÄCKHOLM, so wie die von HARRISON und Miss BLACKBURN zeigten, dass auch anscheinend »gewöhnliche» Arten verborgene Bastarde sein können, indem ihre cytologischen Nachforschungen die ganz unerwartete Tatsache ans Licht brachten, dass fast sämtliche in Europa, Nord-Afrika und Kleinasien wachsende *Rosa*-Arten in der Tat sich apomiktisch vermehrende Bastarde sind.

Während der letzten Jahre habe ich mich nun in fast allen Weltteilen bemüht eine vorläufige Einsicht in die Häufigkeit der Bastardierung in der Natur zu gewinnen und bin zu der Überzeugung gelangt, dass diese nicht nur weit häufiger stattfindet, als man meistens meint, sondern dass auch die Spaltungsprodukte bestehen bleiben, wenn man sie nur in Ruhe lässt, was in unsrem hochkultivierten Westeuropa aber nur selten der Fall ist. Dennoch habe ich, vor kurzem durch Dr. FLORSCHÜTZ auf die Häufigkeit von Zwischenformen zwischen *Viola tricolor* und *V. arvensis* an den Rändern der Roggenfelder um das Dorf Markelo in der Provinz Overysel der Niederlande aufmerksam gemacht, mit ihm zusammen dort ein Paar Stellen gefunden, wo die Spaltungsprodukte der Kreuzung *V. tricolor* × *arvensis* sich in ungeheurer Zahl und in unglaublichem Formen- und Farbenreichtum verbreitet und erhalten haben. Es ist über Bastarde dieser beiden Arten schon manches durch KRISTOFFERSON (1914) und CLAUSEN (1921, 1922, 1924) berichtet, so dass ich hinsichtlich der Vielgestaltigkeit und Vielfarbigkeit derer Spaltungsprodukte auf ihre Publikationen verweisen kann und es genügen dürfte, durch untenstehende Photographie festzulegen, in wie grosser Zahl diese Spaltungsprodukte auch in der freien Natur auftreten und sich erhalten können, falls sie nur Platz finden und nicht zerstört werden.

Bis vor etwa 40 Jahren gingen die Roggenäcker weit höher an den Hügelzügen um Markelo herum hinauf als heutzutage und wurden nur die allerhöchsten Stellen zum Graben von Kies benutzt. Dann fing man nach und nach an, die Roggenkultur zurückzuziehen, da die trockenen hohen Stellen eine gar zu geringe Ernte ergaben und wurde auch allmählich das Kiesgraben aufgegeben. Die so öde gewordenen Hügelspitzen wurden nun z. T. zu Jagdzwecken mit allerlei Gehölz oder

auch wohl mit Eichenhackholz bepflanzt und an einer der letzteren Stellen — am Hemmel — trafen wir eine solche Menge der *Viola tricolor* × *arvensis*-Spaltungsprodukte an, dass das Bild an den Farbenreichtum der Alpenweiden erinnert.

Dergleichen erstaunlich formenreiche Bastardpopulationen kenne ich aus eigener Erfahrung von mehreren, weit voneinander entfernten Gegenden und aus sehr verschiedenen Familien. Ich erwähne nur die an so vielen Stellen in Westeuropa vorhandenen Bastardierungspro-

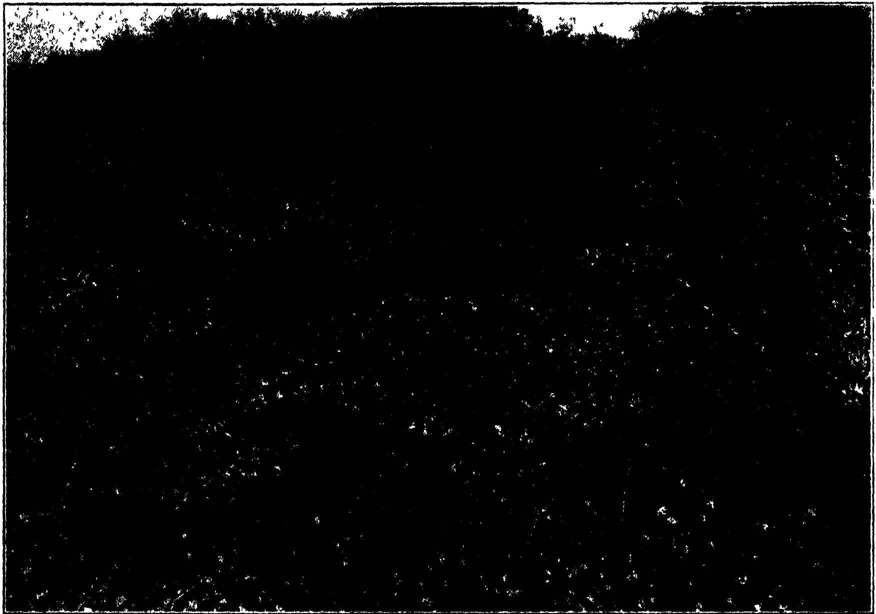


Fig. 1. Photographische Aufnahme eines kleinen Teiles der »Hemmel» genannten Hügelspitze bei Markelo mit zahlreichen Spaltungsprodukte der *Viola tricolor* × *arvensis*.

dukte von *Orchis latifolia* × *incarnata*, die in Tirol und in der Schweiz häufigen Spaltungsprodukte der Kreuzung *Rhododendron hirsutum* × *ferrugineum*, die vielfarbige *Opuntia*-Bastardderivate um Tucson in Arizona, der unglaubliche Formenreichtum der Bastardprodukte von *Nothofagus fusca* × *cliffortioides* und von verschiedenen Linneonten der strauchförmigen *Veronica's* der section *Hebe*, so wie zwischen *Hoheria*-linneonten und *Aristotelia*-linneonten, sämtlich in Neuseeland. Von grossen, von Andern beschriebenen, Bastardpopulationen nenne ich nur die von *Saxifraga umbrosa* × *S. Geum* in Irland (LLOYD PRAEGER

1925), die von *Betula* in ganz Nordwest- bis Mittel- und Südeuropa (GUNNARSSON 1925), von *Primula auricula* × *hirsuta* (KERNER 1891 und KNOLL 1925) und zumal von *Odontoglossum*-Arten (ROLFE 1908). Die letztere sei hier noch etwas näher besprochen.

Odontoglossum wächst wild in Kolumbien, in wenigstens drei bestimmten Distrikten auf einer Meereshöhe von 7,500—8,800 Fuss. Während vieler Jahre wurde es von dem Pachodistrikt in den östlichen Kordilleren, wo es ursprünglich von HARTWEG entdeckt wurde, zusammen mit 3 andern Arten und einer Anzahl von eigentümlichen Zwischenformen importiert. Einige dieser Zwischenformen wurden als Varietäten des *O. crispum*, andere als natürliche Bastarde betrachtet. Wir wissen jetzt, dass es sich bei allen um Bastarde mit den 3 mit *O. crispum* dort zusammen wachsenden Arten: *O. gloriosum*, *O. luteopurpureum* und *O. Lindleyanum* handelt, ja es sind sogar sämtliche möglichen Bastardkombinationen zwischen diesen 4 Arten von dort bekannt geworden, nl.:

O. crispum × *O. gloriosum* = *O. Andersonianum*,
» » × *O. luteopurpureum* = *O. Wilckeanum*,
» » × *O. Lindleyanum* = *O. Coradinei*,
gloriosum × *O. luteopurpureum* = *O. mulus*,
» » × *O. Lindleyanum* = *O. prævisum*,
» *luteopurpureum* × *O. Lindleyanum* = *O. acuminatissimum*.

Von den 4 ersten dieser Bastardkombinationen sind sogar viele Spaltungsprodukte in Kolumbien aufgefunden worden, auch wohl Rückkreuzungen mit den Elternarten, und so viele von diesen liegen bereits vor, dass die betreffende Arten als eine zusammenfliessende Serie betrachtet worden sind.

Ein zweiter Fundort des *Odontoglossum crispum* wurde vom verstorbenen Konsul LEHMANN, in den zentralen Kordilleren, in der Nähe von Popoyan, etwa 200 Meilen von der ursprünglichen Fundstelle entfernt entdeckt und als eine besondere Varietät *O. crispum* var. *Lehmanni* von REICHENBACH beschrieben. Hier zeigt die Art nur geringe »Variabilität», keine Bastarde mit ihr sind von dort bekannt, und es fehlen die reichlich gefleckten und getüpfelten Formen aus dem Pachodistrikt, welche von den Liebhabern so sehr geschätzt werden. Demzufolge ist die *crispum*form aus diesem Distrikt nicht populär.

Noch später wurde *O. crispum* in einem dritten Distrikt in den östlichen Kordilleren, etwa 100 Meilen nördlich von Pacho aufgefunden, welcher Distrikt als der Velezdistrikt bekannt wurde und von dem Pachodistrikt durch eine Gegend getrennt ist, dessen Meereshöhe und

Klima für *O. crispum* ganz ungeeignet ist. In diesem Velezdistrikt kommen zwei weitere Arten zusammen mit *O. crispum* vor, nl. *O. Hunnewellianum* in grosser Menge und *O. triumphans* in einem etwas beschränkten Gebiete, während, wie man meint, *O. luteo-purpureum* in dem grösseren Teile des Gebietes fehlt.

Von hier wurden zwei weitere Bastarde importiert:

O. crispum × *O. Hunnewellianum* = *O. Adrianæ*,

» » × *O. triumphans* = *O. harvengtense* (*loochristiense*).

Ersterer und seine Spaltungsprodukte sind häufig und das Vorkommen von diesen in einer Import ist ein unleugbares Zeugniss dass die Sammlung aus dem Velezdistrikt stammt. Beide Bastarde wurden überdies künstlich gemacht, so dass an deren Herkunft kein Zweifel besteht. Auch hier ist *O. crispum* sehr »variabel» und kommt ein »Variationstypus» vor, der in dem Pachodistrikt fehlt und zum natürlichen Bastard *O. Adrianæ* hinführt. Auch die Rückkreuzung von *O. Adrianæ* mit *O. crispum* wurde ausgeführt und mit einer wildwachsenden Form identifiziert, das Produkt erhielt den Namen *O. fascinator*. *O. crispum* wurde auch gekreuzt mit seinem Bastard *O. Andersonianum* (*O. crispum* × *gloriosum*) und ergab *O. Stewartianum*, sowie mit *O. Coradinei* (*O. crispum* × *O. Lindleyanum*) was *O. crispondenei* lieferte. Beide sekundären Bastarde kamen mit wilden Formen so ziemlich überein. Durch diese Befunde wurde der Ursprung der sogenannten gefleckten *crispums* klar. Darüber sagt ROLFE (1908):

»It is seen that it is where *O. crispum* grows in company with other normally blotched species, that these so called »blotched *crispums*» occur, and that *they are absent from the localities where the species grows by itself*; also that similarly blotched forms can be raised artificially by crossing *O. crispum* with its own hybrids, and the interference follows *that the said forms are not simple varieties of O. crispum, but natural hybrids*, which owe their origin to insect agency, where the parent species happen to grow intermixed. Approximately parallel cases are known among artificial hybrids of *O. crispum* with species which grow in different localities, particularly with *O. Harryanum*. All these hybrids are completely fertile.»

Bastard-*Odontoglossa* sind keineswegs auf die genannten Distrikte beschränkt. *O. triumphans* und *O. gloriosum* dehnen sich bis in den Ocañadistrikt aus, wo sie den Bastard *O. Leeanum* ergeben und wo *O. triumphans* mit *O. nobile* den — künstlich kontrollierten — Bastard *O. excellens* liefert, während dieser mit *O. nobile* zurückgekreuzt *O. lepidum*, der mehrere Synonyme hat, produziert. *O. triumphans*

wächst auch mit *O. blandum* zusammen und ergiebt den Bastard *O. Cookeanum,* während *O. Lindleyanum* bis in den Yaramaldistrikt reicht und dort mit *O. Harryanum* den Bastard *O. Waltianum* liefert, dessen Herkunft ebenfalls experimentell festgestellt wurde. Andere Bastarde sind von dem Ocañadistrikt bekannt, noch andere aus Ecuador und Mexico. Ob und woher sie bekannt werden, hängt vom Zufall ab, und vor allem von der Popularität der betreffenden Arten, unter Im-



C B A

Fig. 2. *Geum urbanum* × *rivale* bei Middachten, links bei *C Geum rivale,* dann bei *B* der Bastard und rechts *G. urbanum,* bei *A* auf dem Hintergrund Spaltungsprodukte nach *G. rivale* hinneigend.

porten von welchen die Bastarde erst erkannt werden, wenn die Pflanzen blühen. Natürliche Bastarde sind auch in mehreren andern Orchideen-genera bekannt, »in some cases they have been described as species in other as varieties of one of the parents». ROLFE schliesst denn auch: »Thus hybridisation is a question of great biological importance, and one to be taken into consideration in discussing the very origin of species, indeed it is probably of more importance than has yet been realised».

Wir sehen hier wieder, wie eine »Art» nicht »variiert», wenn sie

die einzige in einer Gegend ist, wohl aber, wenn sie mit andern zusammentrifft. Ein schönes Beispiel davon liefert umstehende Photographie, aufgenommen auf dem Landgute Middachten nicht weit von meinem jetzigen Wohnorte, wo das im Gebüsch nur spärlich wachsende *Geum urbanum* mit einer grossen Kolonie des in der anstossenden Wiese wachsenden *Geum rivale* zusammentraf und sofort den Bastard *urbanum* × *rivale* bildete, der wie WEISS und zumal ROSÉN (1916) zeigten, fertil ist und sich spaltet.

Solche auffällige Bastardpopulationen vermögen aber von der grossen Häufigkeit der Bastardierung in der Natur keinen Eindruck zu geben. Weit besser dazu geeignet ist die grosse Verbreitung der bereits erwähnten *Salix-, Rubus-* und *Rosa*-Bastarde und die zahllosen, vielfach apogamen, Spaltungsprodukte der *Hieracium*bastarde, vielleicht noch besser der Umstand, dass ein Studium einiger Herbarien in der Schweiz als Resultat ergab, dass dort zu Lande unter den 2634 theoretisch in Betracht kommenden[1] Arten bereits 974 Bastarde bekannt geworden sind. In manchen Fällen, wie bei den *Betula's* von GUNNARSSON übersteigt sogar die Zahl der Bastarde die der »reinen Arten» so sehr, dass letztere selten sind, und zwischen den 8 in Holland einheimischen Arten der sect. *Lapatha* von *Rumex* konnte DANSER (1924) schon 17 Bastardkombinationen nachweisen.

Im Jahre 1923 kannte COCKAYNE in Neu Seeland nur noch 130 wildwachsende Bastarde, in 1925 bereits 208, welche Zahl, nach brieflicher Mitteilung fast täglich noch steigt, während ich auf einer kurzen Reise vom 16. Juni—7. Juli 1925 durch Australien, wo man noch kaum auf Bastardierung geachtet hat, Nachrichte über 42 wilde Bastarde sammeln konnte und von diesen sogar manche selber beobachtete. Je mehr man den Bastarden Aufmerksamkeit schenkt, desto mehr wird man deren auch in der Natur antreffen, nicht nur im Pflanzen-, sondern auch im Tierreiche. So erhielten SHEARER, DE MORGAN und FUCHS nicht nur experimentell erwachsene Seeigel von *Echinus esculentus* ♀ × *E. acutus* ♂, sondern konnten auch nachweisen, dass zahlreiche Zwischenformen, offenbar ebenfalls Bastarde, in der Nähe von Plymouth überall dort vorkommen, wo diese zwei Arten zusammentreffen. Von Lepidopteren sind schon viele Bastarde bekannt, auch viele unter den Fischen, und es ist besonders interessant, dass sich hier in einem

[1] Die übrigen 331 Arten der Schweizer Flora kommen (von bigenerischer Verbindung abgesehen) nicht in Betracht, da sie sämtlich verschiedenen, dort also monotypischen, Gattungen angehören.

Falle der Bastard bedeutend lebenszäher als die Elternarten erwies. Der fürstlich Solm'sche Fischereipächter und Hoffischer FR. FISCHER berichtet darüber (1880):

»*Cyprinus carpio* (gemeiner Karpfen × *C. auratus* [Goldfisch]). Diese Bastarde wogen nach 2 ½ Jahren bis zu ¾ Pfund, waren also den gleichaltrigen reinen Karpfen im Gewichte voraus. Ganz besonders aber war die Tatsache bemerkenswert, dass sie sich bedeutend lebenszäher zeigten als die Karpfen. In dem kalten Winter 1879/80 waren nach ca. 14-tägigem Frost bei beginnendem Tauwetter die sämtlichen Karpfeninsassen eines Teiches, 350 Stück, zu Grunde gegangen, dagegen die Bastarde, 300 Stück, sämtlich munter und wohl».

Unter den Vögeln, um noch eine andere Tiergruppe zu nennen, sind viele Bastarde bekannt, am interessantesten ist wohl der von BEEBE (1923) gelieferte Nachweis, dass viele neuere aus den Himalaya beschriebenen Fasanen-Arten Spaltungsprodukte von Bastarden sind, was durch Vergleich von einigen dieser mit den von GHIGI experimentell erhaltenen Bastarden ausser Zweifel gestellt werden konnte, sowie der Nachweis der direkten Unabhängigkeit der Artbildung von äusseren Umständen. BEEBE fand nämlich, dass auf dem Landgute Tring in England, das Lord ROTHSCHILD gehört, aus der Mischung von dort zu Jagdzwecken frei gelassenen *Phasianus colchicus*, *torquatus*, *versicolor* und *pallasi*, sich eine Form herausgebildet hatte, die in keiner Weise vom wilden *Phasianus sitchnensis* aus dem Innern China's unterschieden werden konnte. Ich selber habe mich in Holland, wo zu Jagdzwecken die ersten drei der obengenannten Species ausgesetzt werden, bei vielen Jagden von der starken Bastardierung derselben überzeugen können.

Schon MENZBIER (1884) hatte in einer Sitzung der »Société Zoologique de France» (fast vollständig im Biolog. Centralblatt 1884 reproduziert) auf die Häufigkeit der Kreuzung von Vögeln und von Säugetieren in der Natur hingewiesen und bringt in diesem Aufsatze von Vogelbastarden viele Beispiele. Natürlich kann ich in diesem Aufsatze durch Nennung einiger wenigen weit auseinanderliegenden Tierklassen nur andeuten wie verbreitet auch unter den Tieren die Bastardierung ist, so dass nähere Beachtung zweifellos noch mehrere derselben ans Licht bringen wird.

Nur auf einen Punkt möchte ich noch hinweisen. Bekanntlich sind bei vielen Tierkreuzungen die Bastardmännchen steril, die Bastardweibchen fertil. Weitere Kreuzung kann aber wieder fertile Tiere beiderlei Geschlechts ergeben. Während die Kreuzung vom Wisent

mit dem Hausrinde sowie die vom Bison mit dem Hausrinde stets sterile ♂♂ ergiebt, kann man, wie IWANOW und PHILIPTSCHENKO (1916) nachwiesen, durch die Kreuzung eines Halbblutweibchens von Bison × Hausrind mit einem Wisentbullen wieder Männchen mit normalen Spermien erhalten.

Selbstverständlich ist erste Bedingung zur Bastardbildung das Zusammentreffen der Eltern: die Eucalypten aus weit voneinander entfernten Teilen Australiens konnten nicht mit einander kreuzen, bevor sie in Algerien zusammengebracht wurden, die vielen Bastarde zwischen amerikanischen und europäischen Laubhölzern nicht gebildet werden, bevor die amerikanischen nach Europa eingeführt waren und zweifellos hat der Mensch nicht nur durch solch absichtliche Einfuhr, sondern vor allem durch seine Wanderungen über die Erde öfters die Möglichkeit zu sonst nicht möglichen Bastardierungen geschaffen — so kreuzt sich jetzt z. B. in Australien der Dingo ausgiebig mit dem Haushunde — und verdankt er solchen unabsichtlichen Kreuzungen wohl die Anfänge der grossen Mehrzahl seiner Kulturprodukte, z. B. die Dinkelreihe der Weizenformen (*Triticum vulgare*, *Tr. Spelta*, *Tr. compactum*, *Tr. sphærococcum*) der Bastardierung des *Triticum dicoccoides* (*Tr. dicoccum*, *Tr. durum*) mit *Aegilops cylindrica* und *ovata*, wie PERCIVAL schon vermutet hat, eine Meinung, die durch die kürzliche Arbeit von TSCHERMAK und BLEIER gestützt wird. Ebenso unabsichtlich ist wohl ursprünglich das tibetanische Vieh, das nach MCGOVERN (1924) aus der Kreuzung vom Zebu mit dem Yak hervorgegangen sein soll, entstanden.

Auch war der Mensch selber der Kreuzung keineswegs abgeneigt wie die vielen Bastarde zwischen Spaniern und Indianern in Südamerika, zwischen Negern und Weissen in Nordamerika, ja zwischen allen kolonisierenden Völkern und der einheimischen Bevölkerung in der eroberten Gebieten beweisen. Kriege, Handel, auch revolutionäre Umwälzungen können diese Kreuzung fördern, so betrachten viele Negerstämme Afrika's die Frauen des geschlagenen Feindes als willkommene Beute, sind die Hottentotten Südafrikas in die Kaffernstämme aufgenommen worden, findet man Araberblut auf allen Handelswegen in Afrika, besonders an der Küste, ist am Kap das Blut der ursprünglich dort von den Holländern als Sklaven eingeführten Malaien noch vielfach nachweisbar und hat die letzte Revolution in Russland zu einer so ausgiebigen Rassenmischung Veranlassung gegeben, dass S. WEISSENBERG aus Elisabethgrad darüber sagt (1926, S. 977):

»Jetzt findet dort eine förmliche Panmixie im weitesten Sinne statt, eine kolossale Vermischung zwischen Völkern und Rassen . . .

die durch das Fallen der religiösen und sozialen Schranken begünstigt wird.»

Überhaupt ist die Menschheit derart bastardiert, dass es wohl kaum irgendwo noch völlig reinrassige Völker giebt.

Und so, wie die Wanderungen der Menschen und Änderungen in deren Verhältnissen die Kreuzung begünstigen, so ist es auch in der Natur.

Im Kleinen sah ich davon in Holland ein schönes Beispiel. Bei Hatert in der Umgebung von Nymegen wurde vor wenigen Jahren ein Moor entwässert, was zur Folge hatte, dass das dort wachsende *Cirsium anglicum* einging, während das früher mit diesem zusammen wachsende *Cirsium palustre* die Änderung überlebte. *Cirsium lanceolatum* wuchs dort früher nicht, drang aber nach der Trockenlegung in das Gebiet ein und — bastardierte sofort mit *Cirsium palustre*.

Und was dort im Kleinen geschah, fand zweifellos im Grossen statt, als das Nordeis, das einen grossen Teil von Nord-, West- und Mitteleuropa bedeckte, sich zurückzog und von Süden und Osten eindringenden Pflanzen das freiwerdende Land besiedelten. Für die europäischen Eichen, von denen in der Schweiz über 1,450 m Meereshöhe nur Bastarde vorkommen, hat GAMS (1924) schon versucht, diese Bastardierung in der Vergangenheit nachzuspüren.

Die alte, von LAMARCK auf die Spitze getriebene Anschauung, als ob bei Änderung der Umstände die in einem Gebiete vorhandene Arten sich an die Änderungen anpassten und dadurch überlebten, ja zu neuen Arten wurden, ist zweifellos unrichtig; ein solches Gebiet wird, wie jedes trockengelegte Moor zeigt, von auswärts aus neubesiedelt, die alten Arten werden *ersetzt*, nicht *umgebildet*: es findet Sukzession, nicht Transmutation statt. Bei dieser Neubesiedelung findet, wie das *Cirsium*-Beispiel zeigt, Bastardierung und dadurch Neubildung von Formen statt.

Und bei nachfolgenden geologischen Perioden ist es nicht anders; auch dort findet keine Umbildung von Arten statt, sondern wir sehen, wie die alten Typen nach und nach durch neue ersetzt werden, die, als sich die Umstände änderten, auch wohl ihren Ursprung in Bastardierung mit von benachbarten Gebieten eingedrungenen, genommen haben.

Was in der Vergangenheit geschah, lässt sich aber leider, zur Zeit, nicht mehr mit Sicherheit feststellen, um so mehr haben wir, die jetzt leben, die Pflicht, das was jetzt geschieht festzulegen, und da Bastardierung zweifellos, auch wenn sie nicht der ausschliessliche Evolutionsfaktor sein sollte, dennoch ein sehr wichtiger ist, möchte ich die Gelegenheit dieser Festschrift, die zweifellos eine weite Verbreitung

haben wird, benutzen, um zu einem möglichst eingehendem Studium der Entstehung von Bastarden, sowie zur Feststellung der weiteren Schicksale von deren Derivate in der Natur aufzufordern, bevor es zu spät ist.

Velp im Mai 1926.

ZITIERTE LITERATUR.

1. BEEBE, WM. 1923. A Monograph of the Pheasants. Vol. III. New York, Zoological Garden.
2. CLAUSEN, J. 1921. Studies on the Collective Species *Viola tricolor* L. (Preliminary Notes.) With Plates I—III. Botanisk Tidsskrift. Bd. 37, p. 205—221.
3. — 1922. Studies on the Collective Species *Viola tricolor* L. II. Ibid., p. 363—416.
4. — 1924. Increase of Chromosome Numbers in *Viola* experimentally induced by Crossing. (Preliminary Note.) Hereditas V, p. 29—32.
5. DANSER, B. H. 1924. De Nederlandsche *Rumex*-Bastaarden (Derde deel). Nederl. Kruidkundig Archief over het jaar 1923. Amsterdam. p. 232—270.
6. FISCHER, FR. 1880. Gemeiner Karpfen × Goldfisch. Deutsche landw. Presse VII, Nr. 40. Berlin 19. Mai 1880 und Isis V, Nr. 34. Berlin 1880.
7. GAMS, H. 1924. Beiträge zur Geschichte der *Quercus sessiliflora* SALISBURY. Genetica, p. 464—486.
8. GUNNARSSON, J. G. 1925. Monografi över Skandinaviens *Betulæ*. (Med 32 Planscher.) Arlöv.
9. IWANOW, E. und PHILIPTSCHENKO, J. 1916. Beschreibungen von Hybriden zwischen Bison, Wisent und Hausrind. Zschr. f. ind. Abst.- und Vererb.-Lehre, Bd. XVI, p. 1 ff.
10. KERNER VON MARILAUN, A. 1891. Pflanzenleben. Bd. II, p. 585 ff. (*Primula*-Bastarde.)
11. KNOLL, W. 1925. Über Primelbastarde (hauptsächlich *P. auricula* × *hirsuta*) von Arosa. Genetica, p. 235—240; mit 1 farbig. Tafel.
12. KRISTOFFERSON, K. B. 1914. Über Bastarde zwischen elementaren Species der *V. tricolor* und *V. arvensis*. Botaniska Notiser.
13. LLOYD PRAEGER, R. 1925. The Robertsonian Saxifrages. The Garden, July 4, 1925.
14. LOTSY, J. P. 1925. Evolution considered in the Light of Hybridization. Lectures delivered at the University Colleges of the New Zealand University 1925. With Introduction and List of New Zealand Hybrids by Dr. L. COCKAYNE. Christchurch, New Zealand 1925.
15. MCGOVERN, WM. 1924. Als Koelie vermomd naar Tibet.
16. MENZBIER, M. 1884. Kreuzung und Aussterben von Tierarten. Biol. Centralbl. 1884, p. 427—438.
17. ROLFE, R. A. 1908. Flowers of natural hybrid *Odontoglossums* with their parents. The Darwin-Wallace Celebration. London. Linnean Society, 1908, p. 67—72.

18. ROSÉN, D. 1916. Kreuzungsversuche *Geum urbanum* ♀ × *rivale* ♂. Botaniska Notiser 1916, p. 163—171.
19. SHEARER, C., W. DE MORGAN and H. M. FUCHS. 1913. On the experimental Hybridization of Echinoids. Phil. Transact. Royal Society, B. 204, pp. 255—362.
20. STANDFUSS, M. 1893. Über die Hybridisation bei den Insecten. Mitt. der Schweizer entomologischen Gesellschaft. Schaffhausen 1893. Bd. VIII, p. 386—396.
21. TÄCKHOLM, G. 1922. Zytologische Studien über die Gattung *Rosa*. Acta Horti Berg. Bd. 7, Nr. 3.
22. TSCHERMAK, ERICH und HUBERT BLEIER. 1926. Über fruchtbare *Aegilops*-Weizenbastarde (Beispiele für die Entstehung neuer Arten durch Bastardierung). Berichte Deutsch. Bot. Gesellsch. 44, p. 110—132.
23. WEISSENBERG, S. 1926. Rassenmischung in Russland. Archiv f. Rassen- und Gesellschaftsbiologie.

CYTOLOGICAL AND EXPERIMENTAL STUDIES IN THE GENUS LAMIUM

BY *C. A. JÖRGENSEN*
LYNGBY, DENMARK

IN the year 1917 ERNST and WINGE independently of each other put forward the theory that plant species with high chromosome numbers in the cells are usually derived from species with lower numbers being formed by the crossing of such species. — Beginning with the study of apogamous plants, ERNST reached the conclusion that the phenomenon of apogamy has a definite relation to hybridity, and that apogamous plants are to be looked upon as species hybrids which unable to reproduce in the normal manner have become apogamous. In their cytology apogamous plants have much in common with species hybrids, especially the tendency towards increasing their chromosome number. The conclusion is then obvious that the increase in chromosome number is a process associated with the hybridization of plant species, apogamy accompanying it in particular cases. — WINGE started from a statistical review of the chromosome numbers then known, to which were added a considerable number of new ones based on his own investigations. It is then evident that in many genera the occurrence of multiple numbers is a common phenomenon, some species being diploid, others tetraploid, hexaploid and so on. The point is then that the species with high chromosome numbers have been formed by the crossing of existing or preexisting species with lower numbers. The increase in chromosome number is thought by WINGE to take place in the reduction division of the hybrids in which the maternal and paternal chromosomes get themselves partners by splitting longitudinally as they are unable to conjugate in the prophasis on account of the differences between them.

The theory has been of great importance as a working-hypothesis for cytological investigations in the recent years but in spite of the fact that several new cases of increasing chromosome numbers in the progeny of species hybrids have been reported, the theory has not yet been definitely proved. — The examples of increase in chromosome numbers are, beside the classical one in *Primula kewensis* (DIGBY 1912),

that in *Saccharum* (BREMER 1923), *Viola* (J. CLAUSEN 1924), *Nicotiana* (R. E. CLAUSEN and GOODSPEED 1925), and *Triticum* (TSCHERMAK and BLEIER 1926).

The present investigation on species hybrids in the genus *Lamium* was started with the above mentioned theory in view. I have, however, failed to produce a definite proof or disproof of the theory for this case, but certain interesting observations, as described below, have been made.

The flora of northern Europe comprise four annual, red-flowered *Lamium*-species. Of these *L. purpureum* and *L. amplexicaule* are the most common and best distinguished and were described by LINNÉ in 1753. Their value as »good species» have never since been doubted. The other two species were described later. WITHERING in 1776 named *L. dissectum*, this plant being again described as *L. hybridum* by VILLARS 1779, and as *L. incisum* by WILLDENOW 1798, the plant thus producing difficulties to the early systematists. The fourth species is a rather rare plant, but well characterized. It was first recognized by EL. FRIES, who in 1832 gave the name *L. intermedium* to it.

Already from the names given to the two last mentioned species (*hybridum*, *intermedium*) it is evident that they take up a peculiar position. They are quite distinct from each other but are both intermediate in the morphological characters between *purpureum* and *amplexicaule*, *dissectum* being somewhat to the *purpureum*-side and *intermedium* closer to *amplexicaule*. Concerning descriptions and figures of the species any flora may be consulted. A recent paper by MÜNTZING (1926) has figures and statistical measurements of some of the species.

The specific value of *L. dissectum* and *L. intermedium* has however not been unquestioned. Already in the name *hybridum* given by VILLARS to *L. dissectum* a suggestion as to the origin of the plant is indicated, but the first to formulate definitely his doubt as to the specific value of the two species in question was G. MEYER (1836), writing on *L. dissectum* and *L. intermedium*: »Beide Spielarten, die sich in ihrer Bildung keinesweges gleich bleiben, können, meinen Beobachtungen nach, als eigene Arten nicht bestehen. Sehr wahrscheinlich ist indessen bei ihrer Entstehung Bastardbefruchtung im Spiele, über die ich jedoch bis jetzt nicht habe ins Reine kommen können.» MARSSON (1869) and later on SCHMALHAUSEN (1875) support the hypothesis of the hybrid nature of the plants, SCHMALHAUSEN adding the following note: »Von *L. intermedium* hatte ich Gelegenheit, den Pollen

zu untersuchen und fand seine Körner nicht gleichmässig ausgebildet; es waren durchschnittlich 10 % verschrumpfter Körner vorhanden. Bei den untersuchten Exemplaren von *L. amplexicaule* waren dagegen die Pollenkörner gleichmässig und kaum 1 % verschrumpfter zwischen den guten Körnern vorhanden». — FOCKE in his book »Die Pflanzenmischlinge» (1881) is in accordance with the hybrid hypothesis, mentioning a case, in which a single individual of *L. dissectum* was found in a frame between hundreds of plants of *L. purpureum* and *L. amplexicaule*. But FOCKE also points out, that the two species are well fixed types and breed true. Seeds obtained after selfing *L. dissectum* always reproduce the species. — Also in many modern floras notes are found, expressing the view, that either one or both intermediate species are hybrids. A special hypothesis is that of LINDMAN (1918), giving *L. intermedium* as *L. amplexicaule* × *hybridum*.

On the other hand there are many authors who doubt the hybrid nature of *L. dissectum* and *L. intermedium* and hold them for true species. LINDGREN (1841) has the following note: »*L. incisum* ställes ännu stundom på en underordnad plats, såsom afart eller hybridität. Vi hafva i trädgården och på fältet sått här samlade frön af såväl *L. incisum* och *L. intermedium* och hafva alltid återfått samma växt som den, hvaraf fröen voro insamlade». SONDER (1851) in his criticism of the above mentioned paper by MEYER (1836) makes the same point as to the constancy of the two types and BLYTT (1851) adds, that in Norway *L. intermedium* is found in localities, where *L. amplexicaule* is absent and expresses his doubts as to the hybrid hypothesis. — My own experiments are in agreement with the view of the last mentioned authors so far as the constancy is concerned. 511 individuals of *L. dissectum* and *L. intermedium* have been grown from 21 selfed plants; all the seedlings were true to the type.

It is evident, however, that the problem of the origin and relative position of the four *Lamium*-species in question is still an unsolved question, and a problem to which considerable interest attaches. If the hybrid nature of the two intermediate species could be proved experimentally, this would be a case, where two constant, fertile types described as Linnean species were formed by crossing.

The problem was first attacked from the cytological point of view. In order to get an idea of the position of the species with which I am here concerned in respect to chromosome numbers, several other species of the genus were investigated. The numbers given are the haploid

counted in the reduction division of the pollen mother cells. The numbers found were:

L. maculatum L.	X = 9
» *rugosum* AIT. [1]	X = 9
» *album* L.	X = 9
» *longiflorum* TEN.	X = 9
» *orvala* L.	X = 9
» *Galeobdolon* (L.) CRTZ. [2]	X = 18
» *purpureum* L.	X = 9
» *dissectum* WITH.	X = 18
» *intermedium* FR.	X = 18
» *amplexicaule* L.	X = 9

Of the 10 (9) species investigated, 7 (6) have the chromosome number 9 and only in 3 cases 18 are found. *L. Galeobdolon*, being one of these, has in several respects an isolated position within the genus. It has even been referred to a special genus as *Galeobdolon luteum* HUDS. and in earlier days also to the genus *Galeopsis*. — It may therefore be put aside in the discussion here. Consequently *L. dissectum* and *L. intermedium* are the only two typical *Lamiums* with 18 chromosomes (tetraploid species), whereas all the others have 9 (diploid species).

If *L. dissectum* and *L. intermedium* are hybrids, the cytological investigation may give the explanation of their constancy and fertility. In the original ancestral hybrids a doubling of the chromosome number as in *Primula kewensis* has taken place, thus giving rise to a tetraploid, fertile plant, of which *L. dissectum* and *L. intermedium* are descendants.

The question is therefore whether it is possible in controlled experiments to produce hybrids between *L. purpureum* and *L. amplexicaule* and whether these hybrids will be of such a nature that they can afford material for types like *L. dissectum* and *L. intermedium*.

Such hybridization experiments have been carried out by me since 1921. As most of the combinations (*purpureum*, *dissectum*, *intermedium*, *amplexicaule*) failed to succeed the first year, I managed to get material of the different species from a number of different

[1] Often considered a variety of *maculatum*.

[2] The figures 16 for *L. Galeobdolon* and 8 for *L. album* published by MARSHAL (1921) are wrong.

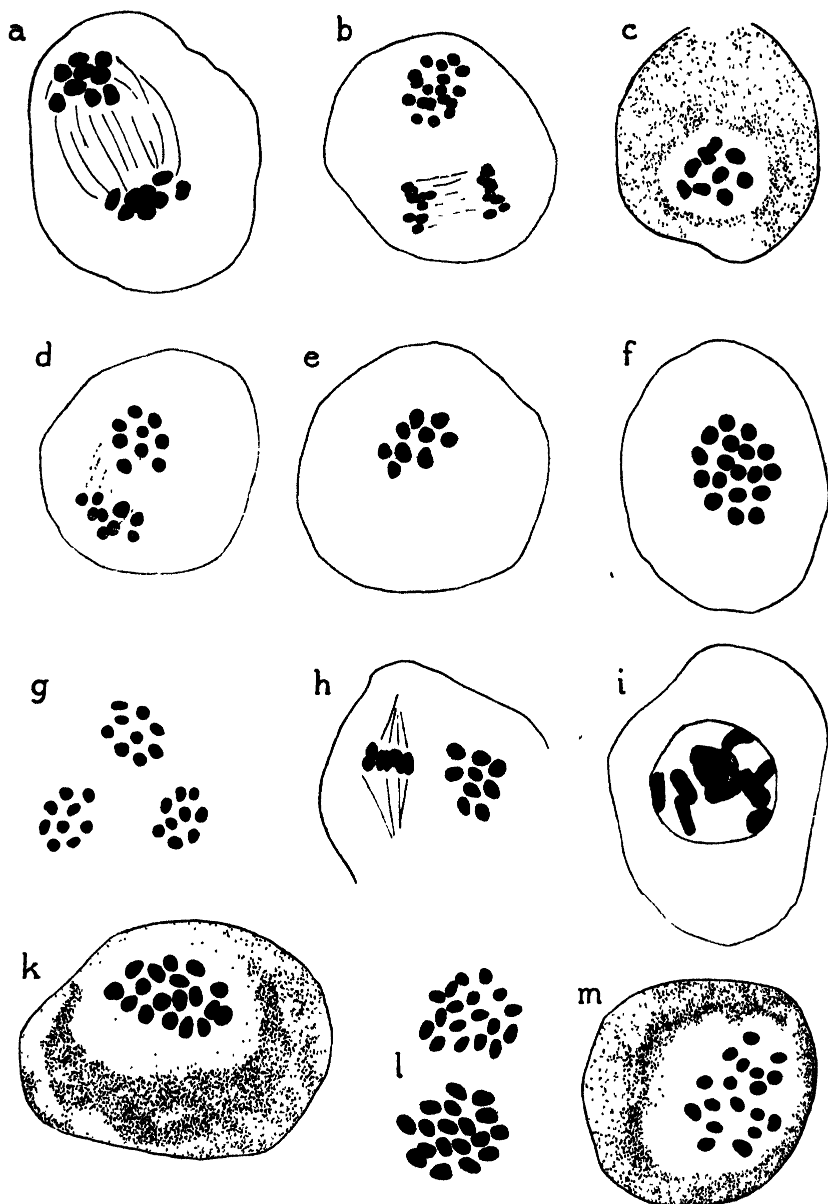


Fig. 1. Reduction divisions in the pollen mother cells of: a) *L. maculatum*, heterotyp. anaphase, b) *L. rugosum*, homoeotyp. anaphase, c) *L. album*, heterotyp. anaphase, d) *L. longiflorum*, heterotyp. anaphase, e) *L. orvala*, heterotyp. anaphase, f) *Galeobdolon luteum*, heterotyp. metaphase, g) *L. purpureum*, plates from heterotyp. anaphase, h & i) *L. amplexicaule*, homoeotyp. metaphase and diakinese, k & l) *L. dissectum*, heterotyp. meta- and anaphase, m) *L. intermedium*, heterotyp. anaphase; (all figs. × 2000).

localities, representing different types in order to give the negative result a wider basis.

L. purpureum has been collected in several localities in Denmark (North Zealand, Jutland) and in England, several varieties being present in my material. Differences were found in size and leaf shape and flower colour, the material including the var. *albiflorum* DUM. It was found that the last mentioned variety is recessive to the red-flowered type, the segregation being monohybrid. (107 F_2 individuals: red-flowered 79 : white-flowered 28).

The material of *L. dissectum* was from several localities in Zealand and Sweden. The varieties in this species were not very distinct, the most prominent being a type with ventrally split flowers.

L. intermedium, a rather rare plant, has only been found by me in one locality in Denmark; but material was kindly sent me from two localities in Sweden by Dr. ERIK ALMQUIST, Upsala.

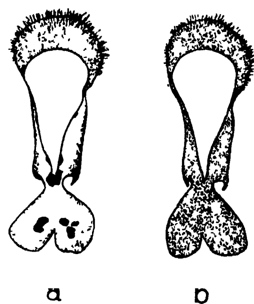


Fig. 2. Front view of flowers of *L. amplexicaule*, a) the spotted variety, b) the red-coloured variety (× 4 1/2).

L. amplexicaule is quite polymorphic, the flowers being to a large extent cleistogamous. Several types have been in cultivation, but only one of these was analysed. In the plants found in nature the flowers are generally spotted inside (Fig. 2 *a*), but wholly red flowers are found on some plants. Spotted crossed red give spotted and in F_2 a monohybrid segregation takes place (93 plants gave 64 spotted: 22 red, 7 plants being without chasmogamic flowers). — Investigations on the genetics of cleistogamy in *L. amplexicaule* have lately been published by CORRENS (1926).

In my crossing experiments all the combinations possible between the four species have been attempted and in the following numbers:

1.	*purpureum*	× *amplexicaule*	and	recipr.:	547	flowers
2.	»	× *dissectum*	»	»	229	»
3.	»	× *intermedium*	»	»	157	»
4.	*dissectum*	× »	»	»	90	»
5.	»	× *amplexicaule*	»	»	73	»
6.	*intermedium*	× »	»	»	125	»

The flowers were emasculated and pollinated a day before they would normally have opened. This process can be carried out with

much success, 90—95 % giving results, where the combination is possible.

In 1921, when the first crossing experiments were carried out, only one combination, *dissectum* × *amplexicaule* and vice versa, gave results. — The experiments were continued in 1922 and on an especially large scale in the summer of 1924 when I was visiting the John Innes Horticultural Institution. Great efforts were then made to obtain

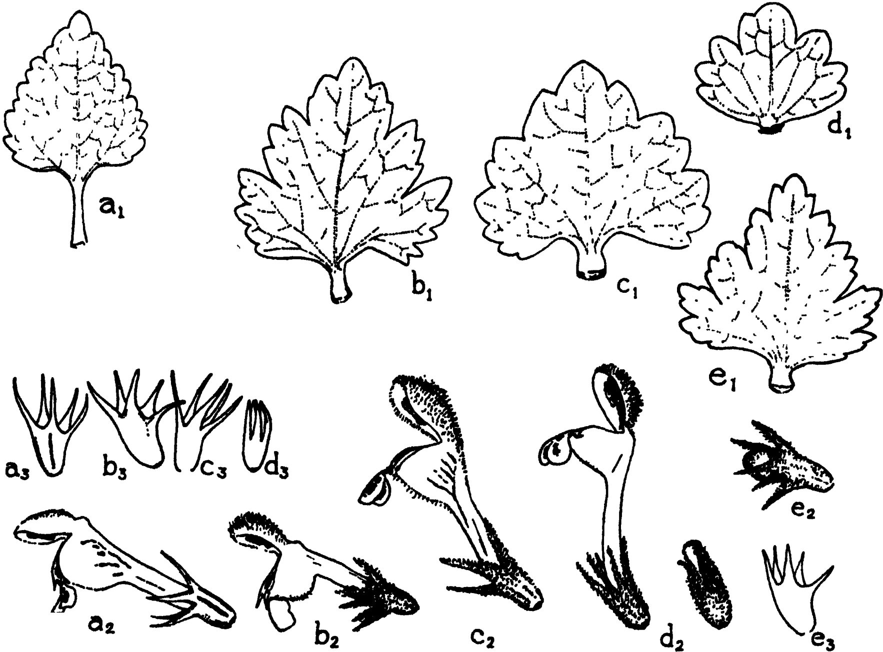


Fig. 3. The lowest leaf of the inflorescens, flowers and calyx of *L. purpureum* (a), *L. dissectum* (b), *L. intermedium* (c), *L. amplexicaule* (d), and *L. dissectum* × *amplexicaule* (e). (The figures (1) are × $^2/_3$, 2 and 3 × 2).

hybrids of some of the other combinations, but the results have been negative in all cases. The combination *dissectum* × *amplexicaule* was easily obtained as in 1921 but all the fertilizations of the combinations 1, 2, 3, 4 and 6 failed. MÜNTZING got the same result. — Although a negative result never can be quite convincing, I feel sure, when the great and varying material is considered, that it is impossible to make the above mentioned combinations and especially that *purpureum and amplexicaule cannot produce interspecific hybrids.*

About 170 individuals of the hybrid *dissectum* × *amplexicaule* have been grown since 1921. They have been quite uniform in

appearance, differing only in a few special characters according to the types of the parent species. The plants have been quite like those of MÜNTZING as seen from his descriptions and figures. I therefore do not think it necessary to give a detailed description here, but may refer to MÜNTZINGS paper. The preceding figures (Fig. 3 a—d), however, show the type of the plant and its parents beside *L. purpureum* and *L. intermedium*.

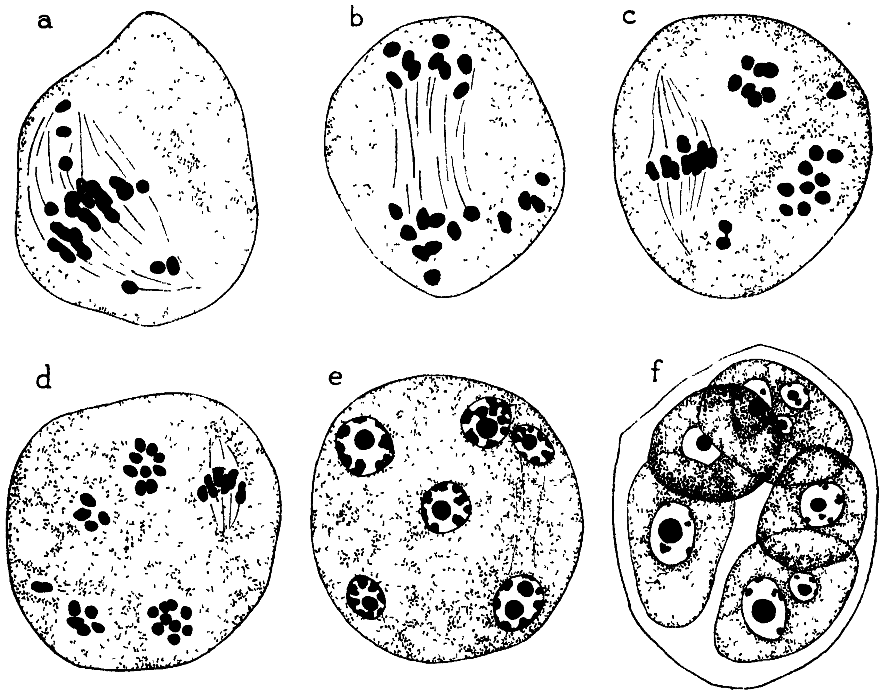


Fig. 4. Reduction division in *L. dissectum* × *amplexicaule*. a) heterotyp. metaphase, b) heterotyp. anaphase, c and d) homoeotyp. metaphases, e) division finished, f) the pollen-grains formed; (all figs. × 2100).

By selfing all the hybrid plants have been perfectly sterile. The flowers never develop very far, but look much like the small cleistogamous flowers of *L. amplexicaule*; the corolla soon shrivels and the empty calyx is left. Under the microscop the pollen looks very bad and in accordance therewith back crossing experiments using the hybrid on the parent plants have given negative results. — The hybrid is in most characters, the abnormal flowers excepted, more like *L. dissectum* than *L. amplexicaule*. It is quite distinct from *L. intermedium*,

though rather close to it in some respects (see MÜNTZINGS measurings). The special hypothesis of LINDMAN, *intermedium* = *dissectum* × *amplexicaule*, does not find support in these experiments.

The chromosome cytology is of the type commonly found in triploid hybrids [1]. The reduction division has been studied in the pollen mother cells. The earliest stage represented in my material is the heterotypic metaphase. Although the diakinesis would have been useful, there can be no doubt about the character of the division. In the heterotypic metaphase the pollen mother cells contain nine paired chromosomes (gemini) lying in a plate and nine single ones, scattered in the cell. The figure 4 *a* shows only eight single chromosomes, one being hidden under the double ones. The figure with the nine double chromosomes divides regularly and two daughter nuclei, each containing most often 9 univalent chromosomes, are formed (Fig. 4 *b*). The scattered chromosomes do not divide but give rise to one or more micronuclei. In the homoeotypic division (Fig. 4 *c* and *d*) all the chromosomes split and 4—8 or even more nuclei result from the division. Some of these develop into pollen-grains, into which often one or two of the smallest nuclei are enclosed (Fig. 4 *f*). The reduction division thus follows the *Drosera*-scheme, two haploid sets of chromosomes conjugating in the prophase and the third set remaining unpaired. It is not possible in this case to decide how the conjugation takes place. As is known ROSENBERG (1909) in *Drosera* supposed the bivalent chromosomes to consist of one *rotundifolia* + one *longifolia* chromosome. Later researches, especially TÄCKHOLM'S (1922) work on the roses have added strong evidence in favour of this view. But it does of course not mean, that the process inevitably takes place in this way and the possibility of the second explanation, that the chromosomes conjugating are those from the tetraploid species, still exists and I have reasons to assume that it is sometimes realized. In the case of the *Lamium*-hybrid, the chromosomes of the two parent species are so similar in size and shape, that a decision is not possible. The pollen degenerates at an early stage and a good grain never seems to be formed.

The present investigation has not brought forward facts able to decide with certainty the phylogeny of the four *Lamium*-species. It has not been possible to prove the hybrid origin of the two intermediate species. The negative result cannot be said to prove the opposite view that the two species are autogenous, but this is my

[1] A short note on the sterility and cytology of the hybrids was published by me in 1923.

personal opinion. I think it most likely, that the two intermediate forms have existed as »species» as long as have *L. purpureum* and *L. amplexicaule*, all the four plants being derived from a common ancestral type, in which a spontaneous tetraploidy started the development of *L. dissectum* and *L. intermedium*, while *L. purpureum* and *L. amplexicaule* kept the original chromosome number during their differentiation.

LITERATURE CITED.

1. BLYTT, A. 1861—76. Norges Flora. Christiania.
2. BREMER, G. 1923. A cytological investigation of some species and species hybrids within the genus *Saccharum*. I and II. Genetica V: 97—148 and 273—326.
3. CLAUSEN, J. 1924. Increase of chromosome numbers in *Viola* experimentally induced by crossing. Hereditas, Bd. V: 29—32.
4. CLAUSEN, R. E. and GOODSPEED, T. H. 1925. Interspecific hybridization in *Nicotiana* II. A tetraploid *glutinosa-tabacum* hybrid, an experimental verification of WINGE'S hypothesis. Genetics. Vol. 10: 278—84.
5. CORRENS, C. 1926. Genetische Studien an *Lamium amplexicaule* I. Biologisches Zentralblatt. Bd. 46: 65—79.
6. DIGBY, L. 1912. The cytology of *Primula kewensis* and of other related *Primula* hybrids. Annals of Botany. Vol. 26: 357—88.
7. ERNST, A. 1917. Über den Ursprung apogamen Angiospermen. Vierteljahrsschr. d. Naturforsch. Ges. Zürich. Bd. 62: 336—48.
8. — 1918. Apogamie als Ursache der Parthenogenesis im Pflanzenreich. Jena.
9. FOCKE, W. O. 1881. Die Pflanzenmischlinge. Berlin.
10. JÖRGENSEN, C. A. 1923. Studies on Callitrichaceæ. Botanisk Tidsskrift. Bd. 38: 81—126.
11. LINDGREN, S. J. 1841. Något om de i Westergötland förekommande arterna af slägtet *Lamium*. Bot. Notiser 1841: 202.
12. LINDMAN, C. A. M. 1918. Svensk Fanerogamflora. Stockholm.
13. MARCHAL, E. 1920. Recherches sur les variations numériques des chromosomes dans la série végétale. Mem. Acad. Roy. de Belgique. Cl. sc. sér. II t. IV: 1—108.
14. MARSSON, TH. FR. 1869. Flora von Neu-Vorpommern. Leipzig.
15. MEYER, G. F. W. 1836. Chloris hanoverana. Göttingen.
16. MÜNTZING, A. 1926. Ein Art-Bastard in der Gattung *Lamium*. Hereditas, Bd. VII: 215—228.
17. ROSENBERG, O. 1909. Cytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* × *rotundifolia*. Kgl. Sv. Vet. Akad. Handl. Vol. 43, nr. 11.
18. SCHMALHAUSEN, J. 1875. Aufzählung der im Gouvernement von St. Petersburg vorkommenden Bastard- und Zwischenformen. — Bot. Zeitung 33: 560.
19. SONDER, O. W. 1851. Flora hamburgensis. Hamburg.

20. TÄCKHOLM, G. 1922. Zytologische Studien über die Gattung *Rosa*. Acta Horti Bergiani. Bd. 7, n:r 3: 97—381.
21. TSCHERMAK, E. und BLEIER, H. 1926. Über fruchtbare *Aegilops*-Weizenbastarde. (Beispiele für die Entstehung neuer Arten durch Bastardierung). Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 44: 110.
22. WINGE, Ö. 1917. The chromosomes. Their numbers and general significance. — Compt. Rend. Lab. Carlsberg. Bd. 13: 131—275.

SPECIES-DIFFERENCES AND GENE-DIFFERENCES

BY *GERT BONNIER*
ZOOTOMICAL INSTITUTION, UNIVERSITY OF STOCKHOLM

I.

THE Darwinian hypothesis of selection as the source of the origin of new species was accepted during the end of last century by practically all the leading biologists. In the beginning of the twentieth century, however, a great number of them abandoned this doctrine. The cause of this was twofold, viz. the Mendelian discovery of the purity of gametes, and JOHANNSEN'S law of the stability of pure lines against selection. But, as more and more knowledge was brought together within the field of genetic science, the minds of many biologists reverted to the Darwinian theory, and it seems of late as if the majority of geneticists had accepted a very slightly modified Darwinism.

The old and the new Darwinism have this in common, that they do not believe there is any qualitative difference between the conception of races or of species or the conception of any other group of organisms. The difference is that, while the old Darwinism speaks of variations, Neo-Darwinism replaces this word by the more distinctive term mutations. The Neo-Darwinists thus assume that mutations are of fairly frequent occurrence, and that the genes so mutated affect organs and functions of so considerable a variety that, when selection is allowed to operate among the mutations through many generations, races may become sufficiently separated from each other to form species, genera, families, etc. Now, when looking at two specimens belonging to different but nearly related species, we may find that they resemble each other far more closely than would two specimens belonging to the same species but to different races. It may therefore be assumed that the difference between two varieties or between two races is a difference in a few genes possessing a more or less powerful action, while the difference between two species is a difference in a very large number of genes, each of these gene-differences having but a feeble morphological effect. If two types which are separating from each other step by step could interbreed, this separation — consequently also the formation of two »true» species

— would become much more difficult. It is therefore necessary to make the further assumption that the two types, prior to their being »true» species, have been isolated from each other. This isolation may be a geographical or a physiological one, but since, as a matter of fact, it is of very common occurrence for great numbers of nearly related species to live in the same geographical district, it is usually the physiological isolation we have to reckon with. This isolation may express itself as cross-sterility or infertility of the hybrids, i. e. as some kind of lethality or semi-lethality of the hybrids (STURTEVANT, 1921, pp. 119—122).

Cross-sterility or infertility of hybrids has very often been regarded as a sign of the types constituting true species, and thus as a *consequence* of their specificity, but according to the Neo-Darwinists this kind of isolation is the *cause* of specificity. Now, if the difference between two species be only a difference in a number of genes, this isolation should likewise be due to a difference in some genes which, from the standpoint of genetics, are not qualitatively different from other genes. But, even if this be the case, i. e. even if the genes whose action is the physiological isolation of types, do not occupy any peculiar position among other genes, we cannot disregard them, since they are the cause of the isolation necessary for the establishing of two true and constant species.

We will call the set of genes necessary for this isolation the isolating genes, the aim of this investigation being to study how these isolating genes occur and the consequences of their existence, and especially how these consequences conform with our actual knowlegde of genes and mutations.

II.

Let us now consider two different species so nearly related to each other that one of them has arisen from the other. Among the genes making up their genotypical constitution, we will take only those into consideration 1) in which the two species differ, and 2) of the latter only those genes which are the cause of the physiological isolation, i. e. the isolating genes. We may evidently assume the two species to be constant.

The following considerations apply to a great number of genera, but certainly not to all. The genus *Drosophila* being that kept in mind for the various deductions, the latter may be most suitably applied to genera, the species of which have approximately the same interrelations

as have the species belonging to the genus *Drosophila*. We may, inter alia, suppose all the types considered to be diploid in regard to their autosomes.

In order to make the considerations on the isolating genes as general as possible, no attention has been paid to the conceptions of dominance and recessivity. The inferences we have drawn here are, as will be seen from the following deductions, that a number of possibilities set up at the start must be excluded as not being in conformity with our actual knowledge, or as leading to impossible consequences. If we wish therefore to attribute any significance to the conceptions of dominance or recessivity when studying the isolating genes, it means that we shall have to exclude still more possibilities.

To begin with let us suppose that the two species only differ in one pair of isolating genes. Their genotypes must then be *AA* and *aa*, and it is the heterozygote *Aa* which must be supposed to be inviable or sterile. That this does not coincide with our experience is obvious, since there is a great bulk of evidence pointing to the fact that when two genotypes differ only in respect of one pair of genes and the homozygotes are of good viability and fertility the heterozygotes must likewise be of good viability and fertility.

Next, let us suppose that the two species differ in respect of two pairs of isolating genes. The genotypical constitutions are then either *AABB* and *aabb*, or *AAbb* and *aaBB*. But as we do not attribute any significance to the conceptions of dominance and recessivity, we may confine ourselves to the first possibility. For the same reason we may also assume the type *AABB* to be the original, whilst *aabb* is the new one.

In regard to the case of a two-pair gene-difference, we have also to consider the possibility of one of the species being constantly heterozygous with respect to one of the genes. Suppose therefore that in the genotype of this species there is the constituent *Aa*. Since the species is assumed to be constant in regard to the genes under consideration, we must accordingly presume that within *this* species the two genotypes *AA* and *aa* do not occur. This may be realized in two ways: 1) The two combinations *AA* and *aa* are lethal; but in that case they must be lethal in the other species likewise, and this species must therefore in its genotypical constitution also have the constituent *Aa*, i. e. the two species do not, in contradiction to the supposition, differ from each other with respect to the genes *A* and *a*. 2) One of the homozygous combinations is lethal, whereas the other combination is

balanced out through the complete linkage to some lethal combination of the genes *B* and *b*. But this means that the species under consideration must be heterozygous in regard to the last mentioned genes also, or that its genotype is *AaBb*, while the other species is a double homozygote. When crossing a double heterozygote with a double homozygote the double heterozygote must occur in the progeny. Hence it is impossible for the hybrid to be inviable or sterile.

Should the species differ in regard to more than two pairs of isolating genes, the question would be more complicated, but it is not probable that more principles would be involved, since it must always be some kind of interaction between the genes which produces the isolation. The explanation, however, of the manner in which the mutations leading from one species to another take place, would certainly not be simplified.

III.

We have now to discuss the possible mode of transformation of the genotype *AABB* into the genotype *aabb*. Since it is the heterozygote which is the inviable or sterile type, we must suppose that either *A* and *b*, or *a* and *B* (or both these pairs) constitute some kind of complementary genes, so that when *A* acts together with *b* (or *a* together with *B*) inviability or sterility will be established. If it is *A* and *b* which are the complementary genes, then the gene *B* cannot be the first to mutate, as in that event we should immediately have an interaction of *A* and *b*, preventing the further mutation of *A* to *a*. We may therefore assume that *A* first mutates to *a*, and that, after some generations have elapsed the type *aaBB* becomes established; this is followed by a mutation of *B* to *b*, giving rise first to *aaBb* and after some generations to the desired type *aabb*. If we pay attention to the homozygous types alone, we see the following order:

$$AABB \rightarrow aaBB \rightarrow aabb.$$

Thus there has appeared an intermediate type, viz. *aaBB* which must be able to breed true, and since it differs from the original as well as from the final type in regard to one pair of genes only, it must give viable and fertile progeny when crossed to the original as well as when crossed to the final type. But, as a matter of fact — or at least as an overwhelming rule — such intermediate types are not to be found in Nature among the kind of organisms we are considering. The only reasonable inference to be drawn seems therefore to be that the mu-

tations in the loci of *A* and *B* occur simultaneously (which, for instance, might perhaps be due to a very close linkage). It is important to note that the necessity for the synchronism of the two mutations practically reduces the case to a one-pair gene-difference.

Disregarding this fact for the moment, however, a new difficulty is introduced by the assumption of the simultaneous occurrence of the mutations, (the same difficulty would arise if we had assumed that a difference in one single gene had been sufficient). When, through mutation, a gamete from an *AABB*-individual carries the genes *a* and *b*, this gamete will most likely be fertilized by a gamete carrying *A* and *B*. But the result of such a fertilization is the genotype *AaBb*, which is the very type supposed to be inviable or infertile, and thus unfit for the production in a later generation of the desired type *aabb*. There are two methods for avoiding this last difficulty:

1) The mutation from *AB* to *ab* occurs in the gametogenesis of a female and at the same time in the gametogenesis of a male, and by chance these two individuals copulate.

2) The mutation from *AB* to *ab* is accompanied by equational non-disjunction, which causes the production in an *AABB*-individual of a diploid *gamete* carrying the four genes *aabb*. If the genes in question are situated in an autosome, there will — contrary to our assumption — be produced a triploid individual after fertilization. If the genes are sex-linked we must also presume that they are situated in the *Y*-chromosome, as there would otherwise be no difference between the hybrids of the heterogametic sex and the individuals of that sex in one of the two parental species.

Were it possible to replace assumption 1) by assumption 2), we should be obliged to go a step further and suppose that whereas *AaBb*-individuals are inviable or sterile, *AaaBbb*-individuals would be viable and fertile in spite of the co-operation of the complementary genes *A* and *b*, a supposition which appears very improbable. Thus, if we desire to arrive at the simplest assumption, we must assuredly choose assumption 1).

IV.

The matter is not, however, settled by these considerations, as we have to take into account the fact that there are not *two* species only belonging to the same genus, but generally a great number. Now, if every species differs from every other species within the genus in regard to at least two pairs of genes, it becomes obvious that with *n*

different genes we should be able to construct the genotype of 2^{n-1} different species. But if new species arise through the assumed process, we must take into consideration all the species which up to date have originated, and all the species which in the future will originate from a common ancestor. As, however, the number of these species is assuredly very great, we must conclude that every species, even the most viable and the mest fertile, must be provided with a large number of isolating genes.

Suppose, furthermore, that we are considering three species, I, II and III, and that, for instance, II has originated from I, and III from II, and that the mutations necessary for transforming I into II are in the loci of *A* and *B*, and those transforming *II* into *III* are in the loci of *B* and *C*. The above considerations will then lead us to infer that *A* and *B* are probably very closely linked, and that a mutation in the locus of *A* necessarily involves a mutation in the locus of *B*. But, if these assumptions be correct, we must also infer that the same relations hold good for the loci of *B* and *C*. Why, then, does not mutation occur in all three loci *A*, *B* and *C* at the same time? Or, more generally, why does not mutation take place in all the isolating genes at the same time?

V.

There is perhaps one method of avoiding the latter difficulties, namely, by supposing that the isolating genes occupy only two loci but form a double set of multiple allelomorphs, in which case the different genotypes of the species under consideration should be:

$$a^1a^1b^1b^1,\ a^2a^2b^2b^2,\ a^3a^3b^3b^3, \dots\dots\dots$$

If this assumption be correct, then a transformation of the species *m* with the genotype $a^m a^m b^m b^m$ to the species *n* with the genotype $a^n a^n b^n b^n$, should involve the following further assumptions:

1) In a certain female of species *m* there occurs a simultaneous mutation of a^m to a^n and of b^m to b^n, in consequence of which this female may produce gametes carrying the genes a^n and b^n.

2) The same mutations take place in a simultaneously living male.

3) By chance these two individuals copulate.

4) The number of possible allelomorphs is equal to the number of possible species within the genus.

VI.

As will be seen from the above considerations, we have a great number of formal explanations of the occurrence and behaviour of the isolating genes necessary for the production of new species. Among these explanations that arrived at in the last paragraph is probably the simplest. But now, a new question arises: Is this or any other explanation derived in the same way, a correct explanation? Our greatest obstacle is that there are no methods available for settling this question, and that we have therefore nothing to go by but our own sense.

It is obvious that our explanation involves a large number of auxiliary hypotheses and the assumption of concurrent circumstances, but it is on the other hand probable that new species very seldom arise. In this connection a new question appears: Does not every other »explanation», even those involving cellular structures other than genes, necessitate the same kind of auxiliary hypotheses and concurrent circumstances?

Points 2) and 3) of the last paragraph are probably always inevitable. As regards the other difficulties, we summarize the most evident. According to paragraph IV we have to assume that mutation occurs simultaneously in all the loci of the isolating genes. Paragraph III points out that this practically reduces the case to a one-pair gene-difference. And finally we see in paragraph II that such a difference is contradictory to our very wide experience. We may, however, disregard our experience and assume that a one-pair gene-difference is sufficient, which would solve the whole question in a much simpler way. But by leaving the field of experience we are set free to suppose whatever we wish, and may make any assumption we fancy in a field wherein we have no experience at all. We may, for instance, as well suppose the difference between two species to be a difference in a single cellular structure other than that of the genes, and of such a kind that it is transferred by the sperm as well as by the ovum.

In other words, we have to choose between the following two alternatives: Either, in a sphere of things (genes) of which we have an extraordinarily wide experience, to accept an explanation involving a contradiction of this experience; or else, to make an assumption in a field in which we have no experience at all. To the present author it appears better to choose the latter alternative, i. e. to assign the question as to the mode of occurrence of new species to the sphere of quite

unknown things. In particular, it seems to me that, as long as we have no methods of studying the genetical relations between different species, and as long as no very close studies have been made of the physiological interrelations between nearly related species, we had better not take for granted that the known methods by which a race is transferred into a new race hold good likewise and in general for the method by which a species is transferred into a new species.

LITERATURE CITED.

1. JOHANNSEN, W. 1926. Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Dritte Auflage. Jena, Gustav Fischer.
2. STURTEVANT, A. H. 1921. The North American Species of *Drosophila*. Carnegie Inst. Wash. Publ. 301.

LINIENFESTIGKEIT NACH STANDORTS-WECHSEL

VON *C. FRUWIRTH*
AMSTETTEN

EINLEITUNG.

IM Jahre 1912 wurde, angeregt von NILSSON-EHLE, ein Versuch international begonnen, der die Frage des Einflusses des Standortes auf reine Linien klären sollte. Der Versuch sollte mit fünf in Svalöf gezüchteten Linien von Hafer vorgenommen werden und zwar mit 0660, braun-(schwarz-)spelziger Hafer aus nordfinnischem; 0386, Goldregenhafer; 0355, Siegeshafer; 0924, weissspelziger Hafer, aus nordischem Weisshafer; 01051, grauspelziger Hafer.

Es war vorgesehen, dass der erste Anbau auf kleinen Teilstücken bei Handsaat, mit gleichmässiger Entfernung der Pflanzen voneinander, ausgeführt werden soll. Als Entfernung war 5 : 20 cm gewählt worden. In dem von jeder Linie erwachsenden Bestand sollten einige Individuen eingeschlossen werden und nur mit Körnern von solchen, gegen Fremdbefruchtung geschützten, Pflanzen sollten die Linien weiter geführt werden. In gleicher Weise sollte dann in den folgenden Jahren vorgegangen werden. Im Jahr 1915 hätten dann von jeder Linie drei Pflanzen des Jahres 1914 nach Svalöf gesendet werden sollen und ebensoviele an einige andere Stationen, worauf eine vergleichende Prüfung in Svalöf und an diesen Stationen hätte den Schluss bilden sollen. Als Versuchsstellen waren in Aussicht genommen: Luleå, Svalöf, Bergen, Hedemarken, Berlin, London, Paris, Wien, Amstetten, Saratow.

In klimatischer Beziehung unterscheidet sich Svalöf von Amstetten besonders durch die Verteilung und Menge der Niederschläge. Diese fallen in den Sommermonaten in Amstetten wesentlich reichlicher und geben auch eine höhere Jahressumme. Unterschiede in den Temperatursverhältnissen in den Sommermonaten sind nicht erheblich, so dass nur die — für Hafer ja in erster Linie massgebenden — Wasserverhältnisse durch Angaben belegt werden:

	März	April	Mai	Juni	Juli	August	Jahresmittel
Svalöf: 1911—14....	46,1	45,3	26,4	42,3	55,0	56,2	623,7 mm [1]
Amstetten: 1911—14	45,0	58,0	147,0	80,0	124,0	75,0	947,0 mm

Die Ereignisse, die von Mitte 1914 ab eintraten, brachten es mit sich, dass der Versuch an mehreren der Orte nicht weitergeführt wurde. Jedenfalls ergab eine Anfrage bei BAUR-Berlin, der die Versendung des Versuchsplanes vorgenommen hatte, dass an eine normale Durchführung des Versuches nicht zu denken sei. Bei mir, auf dem Waldhof bei Amstetten, wurde der Versuch in gleicher Weise, wie bis 1914, auch weiter im Zuchtgarten fortgesetzt. Das Material desselben wurde, da es zu dem beabsichtigten Vergleich nicht kam, später für sich bearbeitet.

MODIFIKATIONEN.

Zunächst wurde es zu einer Darstellung der modifikativen Veränderung der Haferlinien am Ort herangezogen (FRUWIRTH 1924). Dieser Vergleich konnte leider nur mit den in den *aufeinanderfolgenden* Jahren erzielten Ergebnissen durchgeführt werden, da jährliche Lieferung von Originalsaat nicht erfolgen konnte. Gegenüber dem ursprünglichen Originalsaatgut, zeigten die Körner der Ernte des ersten Anbaujahres höheres Hundertkorngewicht; in den folgenden Jahren war dasselbe nahe dem Hundertkorngewicht der Originalsaat. Deutlich war die Veränderung der Abmessungen der Aussenkörner. Die Körner waren (mit Ausnahme von 0660) durchweg — und zwar schon im ersten Nachbaujahr — länger, dünner und niederer. Die Feststellung der Spelzenprozente gibt bei Hafer am besten einen Vergleich, wenn sie nur bei Aussenkörnern vorgenommen wird (FRUWIRTH 1907; ZADE 1915). Der neue Standort bewirkte allgemein hohe Zahlen für Spelzenprozente bei diesen, die besonders im ersten Nachbaujahr hoch waren. Bei Lebensdauer trat Verlängerung ein, die bei dieser Eigenschaft durch den Vergleich mit zwei vorher und gleichzeitig gebauten Linien von Fichtelgebirgshafer (Marktredwitzer und Sechsämter) festgestellt werden konnte.

Die Einzelzahlen dieser Untersuchung sind, wie gesagt, bereits veröffentlicht. Da diese Veröffentlichung aber in einem landwirtschaftlichen Blatt geschah, das nur in Österreich verbreitet ist, so möchte ich, wenigstens für die zwei deutlichst ausgeprägten Verhältnisse: Abmessungen der Aussenkörner und Lebensdauer, die Ermitt-

[1] Die auf Svalöf bezüglichen Zahlen erhielt ich durch freundliche Vermittlung der Herren NILSSON-EHLE und SUNDELIN.

lungen bei Originalsaat und bei Ernte 1916, beziehungsweise bei Verhalten 1912 und 1916 bringen:

	Nr.	0924	01051	0355	0386	0660	*Fichtelgebirgshafer*	
							Marktredwitz	Sechsämter
Länge des Aussenk.	Original	10,99	10,40	12,50	11,00	16,80		
	Nachbau 1916	15,80	16,40	16,00	15,00	16,30		
Breite des Aussenk.	Original	2,30	2,42	2,92	2,95	2,75		
	Nachbau 1916	2,22	2,06	2,08	2,14	2,14		
Höhe des Aussenk.	Original	1,95	2,02	2,22	1,97	1,92		
	Nachbau 1916	1,88	1,72	2,00	1,90	1,72		
Lebensdauer	1912	116	121	125	124	115	124	125
in Tagen	1916	141	145	142	145	133	126	129

Dass es sich bei den genannten Veränderungen, wie erwähnt, nur um modifikative handelt, ist mir zweifellos. Ich habe diese Überzeugung bei einem anderen Versuch mit Hafer gewonnen. Zwei eigene Linien von Fichtelgebirgshafer (FRUWIRTH 1925 b) zeigten, nach dreijährigem Anbau in Marktredwitz (Fichtelgebirge), 1915, wieder dieselben modifikativen Abänderungen bei % Stärke der Behaarung des callus, Kornlänge, Hundertkorngewicht, Spelzenprocent, wie sie der Standort Marktredwitz bedingt. Der Weiterbau derselben seit 1907 auf dem Waldhof, der anders gerichtete Abänderungen bewirkt, hatte demnach die Reaktionsfähigkeit auf den Einfluss des Ursprungsgebietes nicht aufgehoben, nur modifizierend gewirkt. Die auf dem Waldhof festgestellten *Unterschiede zwischen* den beiden Linien waren dagegen auch bei dem Anbau in Marktredwitz zu erkennen, waren erblich bedingte, solche des Liniencharakters.

Wenn ich an dieser Stelle auf die Versuche mit den Svalöfer Linien zurückkomme, so geschieht dies, weil ich das Material derselben in Hinblick auf Festigkeit (Konstanz) der Linien bei untergeordneten, insbesondere bei leicht modifizierbaren, Eigenschaften und in Hinblick auf das Erscheinen spontaner Variationen besprechen möchte.

LINIENKONSTANZ.

Als stark modifizierbare Eigenschaften hatte ich prozentische Behaarung des callus und prozentische Begrannung herangezogen. Beide Eigenschaften hatte ich schon bezüglich der Festigkeit der Linien untersucht, aber bei Linien einer Sorte (FRUWIRTH 1915). Diesmal standen im Vergleich mehrere Sorten, jede mit einer Linie.

Das Ausgangsmaterial liess eine Feststellung bei diesen Eigenschaften nicht zu, da es durch den Drusch zu sehr verletzt war. Die Feststellung selbst ist bekanntlich eine recht mühsame und, wenn keine Hilfskräfte zur Verfügung stehen, eine äusserst zeitraubende. Es werden sämtliche Ährchen je einer Pflanze einzeln abgetrennt, gezählt und in ein-, zweikörnige und solche mit Doppelkorn getrennt. Dann wird die Zahl der Ährchen mit begranntem und jene mit behaartem Aussenkorn festgestellt und prozentisch, mit Beziehung auf Gesamtzahl der Ährchen, ermittelt. Da grosse Unterschiede zwischen den Linien zu erwarten waren, nachdem es sich um verschiedene Sorten handelt, wurde die Ermittlung nur bei je fünf Pflanzen vorgenommen. Das Ergebnis der Untersuchung bringt die Tabelle 1.

TABELLE 1.

	% begrannte Aussenkörner					% am callus behaarte Aussenkörner				
Linie:	924	01051	355	660	386	660	01051	386	924	355
	90,8	87,5	9,9	8,3	2,9	38,9	33,3	14,1	9,2	5,8
	67,8	96,4	22,2	20,1	1,5	34,3	21,4	13,4	0,0	5,5
1922.........	93,2	91,2	3,9	32,8	0,0	55,7	41,2	24,7	16,8	10,9
	96,2	70,0	29,2	6,2	1,6	26,2	27,3	19,3	8,4	5,3
	94,1	95,4	38,6	19,0	1,8	40,6	35,0	16,4	10,2	6,1
Mittel:	87,8	88,1	20,7	17,28	1,5	39,14	31,6	17,6	8,9	6,7
	56,0	97,4	30,0	7,7	0,0	48,7	27,1	22,4	8,2	7,8
	84,1	82,9	32,1	9,0	1,0	59,9	36,1	29,9	33,3	8,9
1924.........	93,9	63,4	0,9	37,5	3,6	41,6	13,2	7,1	9,1	6,9
	66,6	64,2	16,6	6,3	2,4	25,0	17,1	23,3	14,3	11,1
	83,5	62,5	1,9	0,0	0,0	32,7	23,1	4,4	18	6,6
Mittel:	76,8	74,1	16,1	12,1	1,4	41,6	23,3	17,4	16,3	8,3

Die Zahlen der Tabelle lassen den Schluss zu, dass die Festigkeit der Linie bei den behandelten Merkmalen eine vollkommene ist. Bei Granneprozent ist, wenn drei Gruppen der Häufigkeit der Grannen gebildet werden, die Reihenfolge der Zahlen in beiden Jahren und bei den einzelnen Pflanzen eine nahezu gleiche. Die Linien 924 und 01051, Gruppe I, sind in beiden Jahren jene, welche die höchsten Zahlen aufweisen, während die Linie 386, Gruppe III, immer die niedersten zeigt und die Linien 355 und 660, Gruppe II, Mittelstellung einnehmen. Bei Haarprozent stehen, wenn auch die drei, von den ersterwähnten

verschiedene Gruppen der Häufigkeit gebildet werden, die Linien 660 und 01051, Gruppe I, mit den höchsten Zahlen obenan, die Linie 355, Gruppe III, ist jene, welche die niedersten Zahlen erscheinen lässt und die Linien 386 und 924, Gruppe II, nehmen Mittelstellung ein.

Neben diesen stark modifizierbaren Eigenschaften: Häufigkeit der Begrannung und der callus Behaarung, wurden noch andere untergeordnete Eigenschaften, Art der Begrannung, Art der callus Behaarung und Behaarung der rachis, in ihrem Verhalten verfolgt.

Die Granne war bei 0355 am wenigsten typisch: gerade oder kaum angedeutet gekniet, im unteren Teil nicht gedreht und kaum dunkler, ihrer Ausbildung nach ganz ähnlich dem, was FRASER »schwache Granne» nennt. Die übrigen Linien wiesen in beiden Jahren normale Hafergrannen auf. Linie 0924 hatte stärkere, 0660 schwächste Knieung derselben. Das, was FRASER (1919) schwache Granne nennt, fand sich bei den Linien 0924 und 0660 an einzelnen sehr wenigen Körnern, lediglich modifikativ, ohne irgendwelche Regelmässigkeit. Dass NILSSON-EHLE der erste war, der diese Bildung, ohne ihr einen bestimmten Namen zu geben, erwähnt, trifft wohl zu (1911). In der Arbeit des Genannten (1914), auf welche FRASER seine Annahme stützt, ist wohl von schwacher Begrannung die Rede, aber *dort* in ganz anderem Sinn, nur im Sinne von schwacher Frequenz bei Begrannung, also geringer Prozentzahl begrannter Aussenkörner.

Ganz unbegrannte Formen sind gewiss äusserst selten, wenn auch die Annahme mehrerer selbständiger Anlagen für Begrannungsstärke die Möglichkeit des Auftretens solcher nahe legt. LOVE and FRASER (1914) erwähnen einen grannenlosen Hafer. NILSSON-EHLE (1908, S. 278) spricht nur von »beinahe grannenlosen» Formen. In Tabelle 1 sind einige Pflanzen mit 0 % begrannter Aussenkörner angeführt. Ich traf solche sehr oft in Linien mit geringer Begrannungsfrequenz, aber die Nachkommenschaft solcher Pflanzen wies, auch nach ständiger Selbstbefruchtung, immer wieder begrannte Pflanzen auf. Gleiches fand MICZYNSKI (1913).

Die Behaarung des callus, die, nach meinen Untersuchungen über die Art derselben (1907), mehrfach weiter beobachtet und gekennzeichnet wurde (BÖHMER 1908, BROILI 1910, COFFMAN 1925), war bei den Linien gleichfalls, in beiden Jahren, für jede derselben einheitlich, immer aber sehr schwach. Meist waren nur auf einer Seite Haare vorhanden und die Büschel bestanden immer nur aus wenigen Haaren, sehr oft nur aus einem. Die von *mir* aufgestellte Haupteinteilung nach lang, mittellang, kurz (1907), ist auch von BROILI (1910) angenom-

men worden, während COFFMAN (1925) mehr Gewicht auf die Menge der Haare legt, die ich als ein weniger sicheres Merkmal fand. Nach meiner Teilung hat 01051 sehr lange, 0355, sowie 0924, mittellange, 0660 kurze und lange Haare.

Endlich wäre das Verhalten des Merkmales Behaarung der rachis des Aussenkornes zu erwähnen, das zwar auch modifiziert wird, aber doch in der Pflanze bei allen Körnern soweit einheitlich auftritt, dass alle Körner behaarte oder unbehaarte rachis zeigen. In beiden Jahren wiesen die Linien 0386, 0924, 0660 und 0355 unbehaarte rachis auf, Linie 01051 zeigte behaarte.

Der prozentische Anteil an zweikörnigen Ährchen und der Gesamt- und Kornertrag je pro Pflanze wurde auch erhoben. Bei der geringen Pflanzenzahl und der grossen Modifikabilität dieser Eigenschaften unterschieden sich die Linien aber in keinem der Jahre genügend typisch voneinander.

Die erwähnten, genauer untersuchten Eigenschaften lassen erkennen, dass die Festigkeit (Konstanz) der Linien bei denselben eine ausgesprochene ist, da sich bei denselben, seit Weiterführung derselben am neuen Versuchsort, also seit 1912, bis 1922 und 1924, nach jährlich erzwungener Selbstbefruchtung, keine unterscheidende Veränderung zeigte.

SPONTANE VARIATIONEN.

Nachdem die Versuchssorten viermal, durch Einschluss, der erzwungenen Selbst- oder Nachbarbefruchtung unterworfen waren, zeigte sich im Jahre 1916, bei einer eingeschlossen gewesenen Pflanze der Linie 0660, eine partielle spontane Variation. Bisher hatten alle Pflanzen dieser Linie braune — oder wie dies in Svalöf genannt wird schwarze — Spelzen gezeigt, uneingeschlossen reifende: dunkelbraune, eingeschlossen gereifte: hellerbraune. Bei frei abgeblühten Pflanzen entspricht das Braun 60 oder 65 nach KLINCKSIECK und DE VALETTE, bei eingeschlossen gereiften steht es zwischen 128 und 132, in allen Fällen war die Spitze der Deckspelze lichter als der übrige Teil, besonders die Basis. Die eingeschlossen gewesene Pflanze Nr. 7 des Jahres 1916 wies, neben einen Halm mit den normalen braunen Körnern, einen solchen mit grauspelzigen auf. Der Anbau 1917 lieferte, von den Körnern der Rispe mit braunen Spelzen, durchweg (14 Stück) braunspelzige Pflanzen, von den Körnern der Rispe mit den grauspelzigen, durchweg (20 Stück) grauspelzige. Einige Körner der 1916 variierten Pflanze waren als Muster aufbewahrt worden.

Andere Versuche verhinderten damals eine weitere Beschäftigung mit der Abweichung, deren Entstehungsart als spontane Variation, nach dem beschriebenen Verhalten, genügend klar gestellt war. Erst 1924 wurde, da die anscheinend gleiche spontane Variation 1922 neuerlich aufgetreten war, der Sache wieder Aufmerksamkeit zugewendet. Es wurde auf die Musterkörner der 1916er variierten Pflanze zurückgegriffen, von welchen leider nur wenige vorhanden waren. Alle fünf Körner von der braunspelzigen Rispe des Jahres 1916 gaben 1924 wieder braunspelzige Pflanzen, eine derselben wies, neben den braunen, lichterbraune auf. Die zwei Körner der grauspelzigen Rispe des Jahres 1916 brachten 1924 wieder grauspelzige Pflanzen.

Der Weiterbau von den 1924 erhaltenen Pflanzen, die unter Einschluss abgeblüht hatten, gab im Jahre 1925 durchaus volle Vererbung, die braunspelzigen Pflanzen von 1924 lieferten wieder nur braunspelzige, die grauspelzigen wieder nur grauspelzige.

Wie erwähnt, hatte eine der Pflanzen von 1924 etwas lichtere Körner, neben dunklen, gezeigt und diese lichteren wurden 1925 getrennt von den anderen gesät. Die Ernte 1925 zeigte, dass es sich bei diesem Unterschied nur um eine Modifikation handelte, 1925 hatten alle Pflanzen einheitlich gefärbte, braune Körner.

Das Ergebnis der Bastardierung von 0660 mit 0353 hatte NILSSON-EHLE bereits schliessen lassen, dass 0660 die Anlage für Bildung von schwarzer (hier braun genannter) und grauer Farbe besitzt, die schwarze Farbe die graue verdeckt (1909, S. 25). In einer weiteren Arbeit kam er auch schon auf die spontanen Variationen bei schwarzspelzigen Haferformen zurück. Dass solche häufig vorkommen, hatte ATTERBERG bereits erwähnt. Die Erklärung für das Auftreten derselben ist dann von NILSSON-EHLE ([1910] 1911) gegeben worden. Er betrachtet dabei zwei Möglichkeiten: Entstehung durch spontane Bastardierung mit einer grauspelzigen Form und Entstehung durch spontanes Variieren von Geschlechtszellen, zwei Möglichkeiten, die sich, einfach durch das Verhalten der aufgetauchten Variante, nicht unterscheiden lassen. In beiden Fällen geben eben aufgetauchte graue Varianten graue Nachkommenschaften. Bezüglich der Unterscheidung zwischen den beiden Möglichkeiten sagt er: »Um den vollständigen Beweis» für das, von ihm angenommene, »spontane Wegfallen des Schwarzfaktors» führen zu können, wäre es »allerdings notwendig, die Möglichkeiten für Fremdbefruchtung vollkommen auszuschliessen». Der hier mitgeteilte Fall von 1916 *liefert nun diese Möglichkeit.*

Bei der Pflanze 6 des Jahres 1916 kann Bastardnatur, hervor-

gerufen durch eine im Jahr vorher erfolgte spontane Bastardierung durch eine andere und zwar grauspelzige Pflanze und vegetative Spaltung 1916, als vollkommen ausgeschlossen gelten. Abgesehen von dem Verhalten der Nachkommenschaft, würde dagegen ja schon sprechen, dass diese Pflanze der 4. Generation nach ständiger erzwungener Selbstbefruchtung angehörte!

Dagegen wäre Bastardnatur, bedingt durch spontanes Variieren bei einem Teil der Geschlechtszellen der Mutter der Pflanze 6 von 1916 denkbar, wie sie NILSSON-EHLE, wie erwähnt, zur Erklärung der, bei Hafer öfters beobachteten, Variationen von schwarz (braun) zu grau überhaupt heranzog. War bei einer Pflanze des Jahres 1915 in einem Teil der Geschlechtszellen die Anlage *S* für braune (schwarze) Spelzenfarbe in Verlust geraten oder, wie ich sagen möchte, in ihrer Wirkung geschwächt worden, so konnten solche Geschlechtszellen mit unverändert gebliebenen der Pflanze zusammentreten. Aus der Vereinigung konnten nun Pflanzen entstehen, die zwar braunspelzig, aber heterozygotisch waren. Vegetative Spaltung oder, allgemeiner gesagt, spontane partielle Variabilität bei solchen Pflanzen wäre möglich und die Pflanze 6 könnte so erklärt werden.

Die zweite mögliche Erklärung geht dahin, dass nicht vegetative Spaltung vorliegt sondern, bei Homozygotie der Pflanze 6, erst 1916 eine spontane partielle Variation bei Anlage der Knospe stattfand, welche 1916 die grauspelzige Haferachse lieferte. Ich neige zu letzterer Annahme, weil weder die braunspelzige Achse von Pflanze 6, noch eine der braunspelzigen Schwesterpflanzen von Nr. 6, im nächsten Jahr eine spaltende Nachkommenschaft lieferten. Sollten alle zu den ja selteneren Homozygoten gehört haben?

Ob die eine oder die andere Erklärung zutrifft, ist von geringerer Bedeutung. Jedenfalls — und das ist das Wesentliche — hat eine spontane Variation stattgefunden und keine Bastardierung mit einer fremden Form; der von NILSSON-EHLE geforderte Nachweis ist in diesem Fall erbracht, da die Vorfahren der Pflanze 6 von 1916 bis 1912 zurück, sowie diese selbst, unter Einschluss abblühten.

Die spontane Variabilität war, gleichgiltig welche der beiden Erklärungen man annimmt, eine partielle. Nur könnte man bei der ersten Erklärung von vegetativer Spaltung sprechen, bei der zweiten nur von partieller Variabilität schlechtweg.

Der Unterschied zwischen vegetativer Spaltung und gewöhnlicher partieller spontaner Variabilität ist aber kein grundlegender (FRUWIRTH 1912 a, BAUR 1924, ROEMER 1924). Bei einem Fall: ver-

schieden aussehende und verschieden vererbende Achsen einer Weizenpflanze — wohl dem ersten mitgeteilten Fall einer sicher nachgewiesenen partiellen, spontanen Variation (FRUWIRTH 1912 b) hatte ich von spontaner vegetativer Bastardspaltung gesprochen, da Bastardierung, vier Generationen vorher, vorgenommen worden war. Will man die Unterscheidung aufrecht erhalten, so wird man von vegetativer Spaltung sprechen können, wenn eine nachweisbare Bastardierung voranging, von gewöhnlicher spontaner, partieller Variabilität, wenn dies nicht der Fall war. Ansichtssache bleibt es dann, ob man im zweiten Fall von »Spätfolgen nach Bastardierung» sprechen will, unter Annahme, dass vor längerer Zeit doch eine Bastardierung statthatte. Gesetzmässigkeiten liegen nicht vor, der Eintritt erfolgt plötzlich, ohne erkennbare Ursache, so dass es wohl besser ist allgemein die Bezeichnung partielle spontane Variabilität oder vegetative, partielle spontane Variabilität zu verwenden, die eben auch nur eine Bezeichnung ist, für etwas, was auch die andere Bezeichnung »Spätfolgen nach Bastardierung» nicht erklärt. In dem hier besprochenen Fall bei Hafer lag eine Bastardierung jedenfalls *weit* zurück, da der Hafer 0660 in Amstetten seit 1912 unter Einschluss abblühte und vorher in Svalöf wohl auch schon längere Zeit hindurch als reine Linie geführt worden war.

Neben der Pflanze 6 des Jahres 1916 waren, da alljährlich in jeder Linie mehrere Pflanzen eingeschlossen wurden, auch noch andere eingeschlossen gewesene vorhanden. Mit einer normalen derselben war die Linie 0660 im folgenden Jahr, parallel mit den anderen Linien, weitergeführt worden und von da ab, gleich diesen, bis 1925, immer bei Selbstbefruchtung. Nur 1918 war der Weiterbau aller Linien, wegen Platzmangel, ausgesetzt worden.

Im Jahre 1922 war nun neuerlich spontane Variabilität in Erscheinung getreten. Diesmal waren zwei Pflanzen *einheitlich* verändert und zwar in derselben Weise, wie der grauspelzige Ast der Pflanze 6 von 1916, nur bei Spelzenfarbe. Diese zwei Pflanzen waren 1922 nicht eingeschlossen worden. Es wurde ihre Nachkommenschaft daher auch nicht gebaut, da man immer den Einwand einer möglichen Bastardierung 1922 machen könnte, dass die beiden 1922er Pflanzen aber auch spontaner Variabilität ihre Entstehung verdanken, ist, so wie bei Pflanze 6, sicher, da jene ihrer Vorfahren, mit welchen die Linie fortgesetzt wurde, immer unter Einschluss abgeblüht hatten, demnach acht Generationen Selbstbefruchtung vorangingen. Dagegen ist eine Entscheidung darüber nicht möglich, ob nur 1920 eine spontane Variation bei einigen Geschlechtszellen eintrat und 1922 normale Ausspaltung

vorlag, oder ob, während der ersten Entwicklung der beiden 1922er Pflanzen, vegetativ eine spontane Variation eintrat, welche die ganze Pflanze veränderte: individuelle spontane Variabilität. Eine solche Entscheidung kann erst der Bau der braunspelzigen Geschwister der beiden variierten Pflanzen des Jahres 1922 bringen, der noch nicht erfolgte [1]. Unter den Nachkommenschaften dieser Pflanzen, von welchen einige eingeschlossen abblühten, müsste, wenn spontane Variation der Geschlechtszellen 1920 vorlag, doch eine oder die andere spalten. Hier war nur die Entstehung durch spontane Variabilität festzustellen und diese ist nach den Ausführungen unzweifelhaft.

Spontane Variationen ganzer Pflanzen, individuelle spontane Variationen, sind bei anderen Arten schon festgestellt worden, so bei *Pisum* (v. TSCHERMAK 1919, S. 223), *Lupinus* (ROEMER 1924), *Vicia* (FRUWIRTH 1915) und ROEMER nimmt, nach seinen Befunden bei *Lupinus*, auch keinen wesentlichen Unterschied zwischen diesen und vegetativen Spaltungen oder partiellen Variationen an (1924, S. 305).

Dafür, dass eine grössere Häufigkeit von spontanen Variationen nach der Versetzung an den abweichenden Standort eintrat, liegen keinerlei Anzeichen vor. Von den anderen, neben 0660 geführten, Linien hatte überhaupt keine eine spontane Variante gebracht. Von Linie 0660 waren jährlich im Durchschnitt (die Pflanzenverluste waren in den einzelnen Jahren verschieden gross) 82 Pflanzen vorhanden, insgesamt daher in den Jahren 1912—1925 (1918 gelegen) 1079 Pflanzen, von welchen drei variiert waren.

ZUSAMMENFASSUNG.

Sechs in Svalöf isolierte reine Linien von Hafer, je eine von einer anderen Sorte, waren von 1912—1925 (1918 gelegen) an einem Ort mit abweichenden klimatischen Verhältnissen, Waldhof bei Amstetten in Niederösterreich, bei Selbstbefruchtung weiter geführt worden.

Im Wesentlichen blieb der Liniencharakter erhalten. Es wurde dies besonders bei praktisch minder wichtigen äusseren Eigenschaften, die stark modifikabel sind: prozentische Begrannung und prozentische Behaarung des callus und bei den Eigenschaften Art der Begrannung, Art der Behaarung des callus und Behaarung der rachis festgestellt.

Modifikative Änderungen traten bei allen Linien, durch den Einfluss des Anbauortes, ein. Dass diese näher gekennzeichneten Ände-

[1] Bei Erledigung der Druckrevision (3/IX) lag die Ernte 1926 von vier Pflanzen von 1925 vor: es waren *nur* braunspelzige Pflanzen vorhanden.

rungen modifikative sind, war durch einen früheren Versuch mit reinen Linien von Fichtelgebirgshafer und wechselndem Anbau: in der Heimat desselben, auf dem Waldhof und dann wieder in seiner Heimat, festgestellt worden.

Spontane Variationen traten in 12 Jahren am neuen Standort zweimal, bei zusammen 3 Pflanzen einer der Linien 0660 auf, einmal als partielle spontane Variation. Keine der übrigen Linien variierte spontan.

Die praktische Pflanzenzüchtung ist nach zwei Richtungen hin an dem besprochenen Verhalten interessiert. Züchtungen werden häufig nicht nur an der Zuchtstätte, sondern auch auf anderen Wirtschaften: Anbaustationen, Vervielfältigungswirtschaften, vervielfältigt und es ist von Wert, dass, nach den Versuchen, weder die Reaktionsfähigkeit reiner Linien dadurch verändert wird, noch die Häufigkeit spontaner Variationen erhöht wird.

Das Auftreten spontaner Variationen wird als einer der Gründe für die Notwendigkeit der Fortsetzung der Auslese auch bei reinen Linien angeführt. Die Häufigkeit desselben ist bei verschiedenen Pflanzen verschieden gross. Im vorliegenden Fall war sie nicht erheblich, in anderen Fällen — *Lupinus angustifolius* ROEMER (1924), *Antirrhinum* BAUR (1924), *Vicia sativa* FRUWIRTH (1923) erheblich.

Immer lässt sich, soweit morphologische Eigenschaften in Frage stehen, durch bloss gelegentliche Auslese leicht das Auftreten überwachen. Bei Leistungseigenschaften sind spontane Varianten wohl sehr wahrscheinlich, aber eine sichere Feststellung solcher bei Züchtungen ist bisher nicht erfolgt.

ZITIERTE LITERATUR.

1. BAUR, E. 1919. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 3. u. 4. Aufl., S. 288.
2. — 1924. Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung und die Vererbung von Rassenunterschieden bei *Antirrhinum majus*. Bibliotheca Genetica, IV.
3. BÖHMER, G. 1908. Über die Systematik der Hafersorten.
4. — 1911. Hafer im Bilde. Fühlings landw. Zeitung, 60, S. 609.
5. BROILI, J. 1910. Beiträge zur Hafer Morphologie. Journ. f. Landwirtschaft, S. 205.
6. COFFMAN, F., PARKER, J. and QUISENBERY, K. 1925. A study of variability in the Burt oat. Journ. of agric. research. XXX. S. 20.
7. FRASER, A. 1919. The inheritance of the weak awn in certain *Avena* crosses and its relation to other characters of the oat grain. Cornell University. Memoir 23.

8. FRUWIRTH, C. 1907. Die Haferrispe bei der Beurteilung der Sorten und in der Züchtung. Fühlings landw. Zeitung, 56, S. 289.
9. — 1912 a. Ein Fall einer Knospenvariabilität bei schmalblättriger Lupine. Fühlings landw. Zeitung, 61, S. 435, 439.
10. — 1912 b. Spontane vegetative Bastardspaltung. Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie, S. 1.
11. — 1915. Versuche zur Wirkung der Auslese. Zeitschrift für Pflanzenzüchtung, S. 173 und 395.
12. — 1923. Saatenanerkennung und spontane Variabilität. Landw. Fachpresse für die Cecho-Slowakei. I, S. 207.
13. — 1924. Veränderungen am Korn bei Anbau schwedischen Hafers. Nachrichten der d. Landw. Gesellschaft f. Oesterreich, S. 6.
14. — 1925. Veränderung von Haferlinien auf fremdem Standort und Anbaustationen. Deutsche landw. Presse, S. 2.
15. KLINCKSIECK et VALETTE. 1908. Code des couleurs. Paris.
16. LOVE, H. and FRASER, A. 1914. The inheritance of the weak awn in certain *Avena* crosses. American Naturalist, LI, S. 481.
17. MICZYNSKI, K. 1913. Einfluss der Vegetationsfaktoren auf die Begrannung des Hafers. Kosmos. Lwów, S. 1616. (Polnisch, deutsche Zusammenf.)
18. NILSSON-EHLE, H. 1909. Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. Lunds Univers. Årsskrift, Afd. 2, Bd. 5, Nr. 2.
19. — (1910) 1911. Spontanes Wegfallen eines Farbenfaktors bei Hafer. Verhandlungen des naturforschenden Vereines Brünn, 49, S. 139.
20. — 1911. Über Fälle eines spontanen Wegfalls eines Hemmungsfaktors beim Hafer. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, V, S. 1.
21. — 1914. Über einen als Hemmungsfaktor der Begrannung auftretenden Farbenfaktor bei Hafer. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, XII, S. 36.
22. ROEMER, TH. 1924. Vererbungsstudien mit Lupinen, I. Zeitschrift für Pflanzenzüchtung. IX, S. 270.
23. TSCHERMAK, E. v. 1919. Beobachtungen über anscheinend vegetative Spaltungen an Bastarden und über anscheinende Spätspaltungen von Bastardnachkommen. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, XXXI, S. 216.
24. ZADE, A. 1915. Methoden zur Bestimmung des Spelzenanteils beim Hafer. Fühlings landw. Zeitung, 64, S. 295.

Die Arbeit von CHRISTIE, W. und GRAN, H. H. 1926. Hereditas VIII, S. 207, kam mir erst bei Erledigung der Druckrevision 3/IX in Gesicht. Sie behandelt auch die hier unter »Modifikationen« und in »Zusammenfassung« bei Vervielfältigungswirtschaften behandelte Frage.

NOTE ON SOME CHARACTERS IN FERNS SUBJECT TO MENDELIAN INHERITANCE

BY *IRMA ANDERSSON*

THE JOHN INNES HORTICULTURAL INSTITUTION, MERTON, SURREY

THOUGH many natural hybrids have been described by various writers and innumerable new forms of such species as *Scolopendrium vulgare*, *Athyrium Filix-foemina* and *Polystichum angulare* have been the result of fertilization, when spores of different varieties have been sown together (LOWE 1895), very few attempts at a genetical analysis have been made. This is the more astonishing as modern fern genera, e. g. *Scolopendrium*, *Athyrium*, *Polystichum* and *Asplenium*, as represented in some private collections, exhibit many features which are regarded as criteria of comparison and used as a basis for phyletic seriation in Ferns (e. g. BOWER 1923). Among such features the architecture and venation of the leaf are considered to be of importance. The contour, texture and venation of the expanded leaves in Ferns show great difference in detail. Various order of branching, outline of segments, their relation to one another and to the main rachis are features which offer easily observed criteria of comparison. (BOWER 1923).

At the present stage of our investigations only a few facts are available to demonstrate that the characters referred to above, together with others used in the systematic treatment of Ferns, are determined by factors which behave as Mendelian units. The experiments have, however, proceeded far enough to draw certain conclusions and to justify a preliminary note.

MATERIAL AND MODE OF CULTURE.

The original plants were obtained mainly from the collection of Mr. H. STANSFIELD of Manchester. To obtain hybrids of known parentage it was found convenient to use the transparent culture medium which previously had proved to be suitable for the rearing of prothallia. Spores were therefore sown on a thin film of agar with KNOP'S solution in petri dishes under sterile conditions. Before the

production of archegonia each single prothallium was transferred to a separate petri dish. In order to ensure cross-fertilization, when the archegonia were open the petri dish was filled with KNOP'S solution and prothallia with antheridia of the proposed male parent were added. Twelve hours is usually long enough to effect fertilization. The solution with the male prothallia is then removed. The hybrid usually appears a week or two after, and, when the root and cotyledon are well developed it is transferred to soil. The prothallium of *Polystichum angulare* and *Scolopendrium vulgare* is at first either male or asexual. This stage is followed by a period of growth after which the archegonia appear at the usual place. When the archegonia are ready for fertilization the antheridia are as a rule empty. This applies to the normal regularly formed more or less heartshaped prothallium. It is therefore often necessary to keep a prothallium for a considerable time in order to secure self-fertilization, as new lobes or outgrowths must develop, which are covered with antheridia. For the purpose of self-fertilization of single gametophytes the prothallia are therefore best transferred to soil after they have been cultivated separately in dishes and have grown to a considerable size. The pots must be covered with glass, and water must be given from above when the prothallia are ready for fertilization.

EXPERIMENTS WITH POLYSTICHUM ANGULARE.

The plants used in this investigation were bred from a variegated sporophyte with the familiar characteristics of the *Polystichum angulare* type, but with pinnules rather less regular in shape, owing to the amount of white tissue. The family, originally raised for the purpose of elucidating the inheritance of variegation, showed a simple segregation in respect to the characters which will be here described. Four types of plants could easily be distinguished (Fig. 1): plants similar to the original parent (No. 00) i. e. typical *Polystichum angulare* (type I) and plants similar to these as regards the shape of the pinnules, but different owing to the imbricated position of the pinnae and pinnules (type II); another form (type III) with truncated fronds which usually terminate in a short hornlike protrusion of the rachis, with pinnae of various lengths, each with from three to seven pairs of pinnules and usually terminating in one that is fanshaped. The pinnules are more or less cuneate-flabellate, palmately lobed and toothed. Type IV is similar to type III, but has pinnae and pinnules im-

bricated. The number of pinnae and pinnules is the same as in type III.

Experiment 1. Spores from the original sporophyte No. 00 were sown on soil and a family raised consisting of 158 plants of type I, 50 plants of type II, 63 plants of type III and 14 plants of type IV. The expectation on a 9 : 3 : 3 : 1 basis is practically realised, the cal-

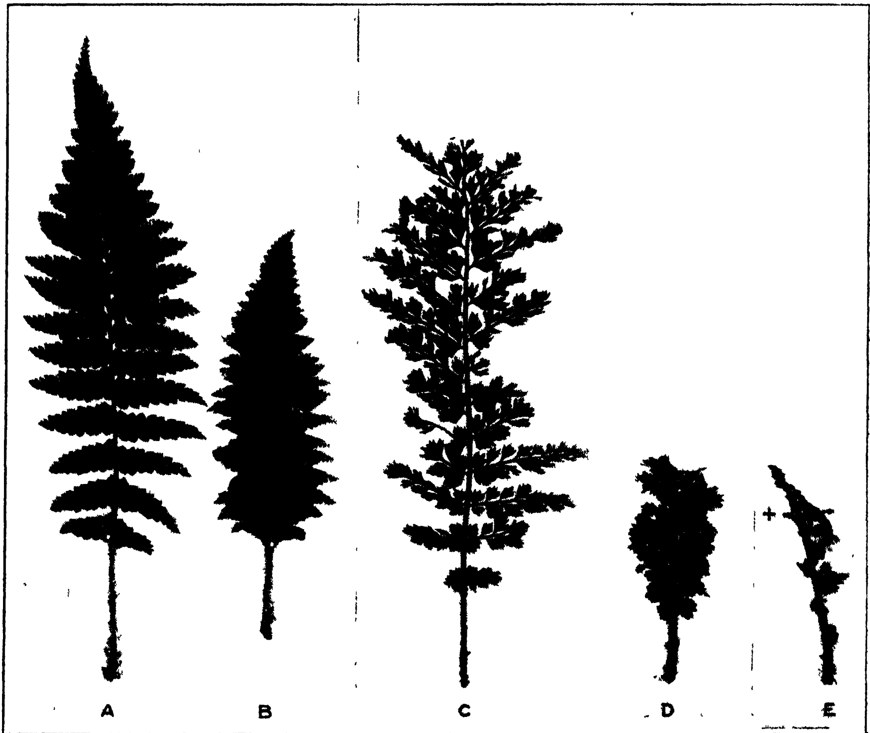


Fig. 1. *Polystichum angulare*. *A* type I, *B* type II, *C* type III, *D* type IV, *E* side-view of frond of type IV, + the protruding rachis.

culated ratio being, 159,75 : 53,25 : 53,25 : 17,75. Some of these plants were kept for breeding purposes, i. e. Nos. 01—051.

Experiment 2. Spores from 24 sporangia were sown on agar, the content of each single sporangium in a separate dish, and the prothallia in each dish were allowed to fertilize i. se. All together 278 plants were raised, of which 152 plants were of type I, 55 plants of type II, 52 plants of type III, 14 plants of type IV and 5 plants which belonged either to type III or IV, but could not be placed with certainty. The expected ratio was 156,33 : 52,11 : 52,11 : 17,37. The distribution of the

four types in each sporangium was the same. Some of these sporophytes were bred from (see table); the figures enclosed by brackets indicate the No. of the sporangium from which the plant was derived. The figures outside the bracket is the number of the present sporophyte.

TABLE 1. *Showing Distribution of the Types of Sporophytes in F_2 from a Heterozygous Polystichum angulare Plant.*

Reg. No. of Parent-Sporophyte	Type of Parent-Sporophyte	Type I	Type II	Type III	Type III or IV	Type IV
01	I	56	—	—	—	—
04	»	120	41	—	48	—
011	»	50	17	15	—	5
024	»	30	12		10	—
(83)18	»	46	—	—	—	
(84)3............	»	30	—	—	—	—
(36)1............	»	89	28	—	—	
(71)11	»	26	7	—	—	—
(92)16	»	70	13	—	—	—
(35)3............	»	16	—	7	—	
(10)4............	»	17	7	—	5	—
(10)6	»	24	5	—	3	—
(84)17	»	40	15	16	—	5
(92)12	»	29	9	—	11	—
021	II	—	13	—	—	—
037	»	—	100	—	—	—
051	»	—	77	—	—	—
02	»	—	154	—	—	49
03	»	—	311	—	—	108
017	»	—	20	—	—	6
028	»	—	71	—	—	26
(83)15	»	—	17	—	—	6
(84)9............	III	—	—	82	—	—
014	»	—	—	18	1	6
018	»	—	—	30	—	12

Experiment 3. Descendants raised from the four types in experiments 1 and 2 gave families, the details of which are set out in the table. Type III and IV are not so easily distinguished when the plants are small, and in some families which had to be discarded early, plants of these types have been counted together.

Experiment 4. Spores from separate sporangia were sown on agar and each prothallium transferred to a separate dish and in some

of the dishes the prothallia were self-fertilized. Others had subsequently to be transferred to soil, where, after self-fertilization, they have given rise to one or more sporophytes. *22 of the 78 gametophytes thus self-fertilized gave sporophytes of type I, 20 gave type II, 18 gave type III and 18 gave type IV*, the expected ratio being 20 : 20 : 20 : 20. 25 of these self-fertilized gametophytes gave rise, moreover, to *more than one* sporophyte. In all, 79 sporophytes were thus derived, the largest number to be grown from one prothallium being 11 sporophytes. All the sporophytes derived from the same gametophyte were alike and prove the purity of the gametophyte.

The assumption of two independent factors, their equal distribution at reduction division (Exp. 4) and recombination at fertilization is, in spite of the small numbers, substantiated. One factor determines the shape of fronds, pinnae and pinnules and the other determines the position of pinnae and pinnules, (i. e. the length of rachis, imbrication of pinnae and pinnules).

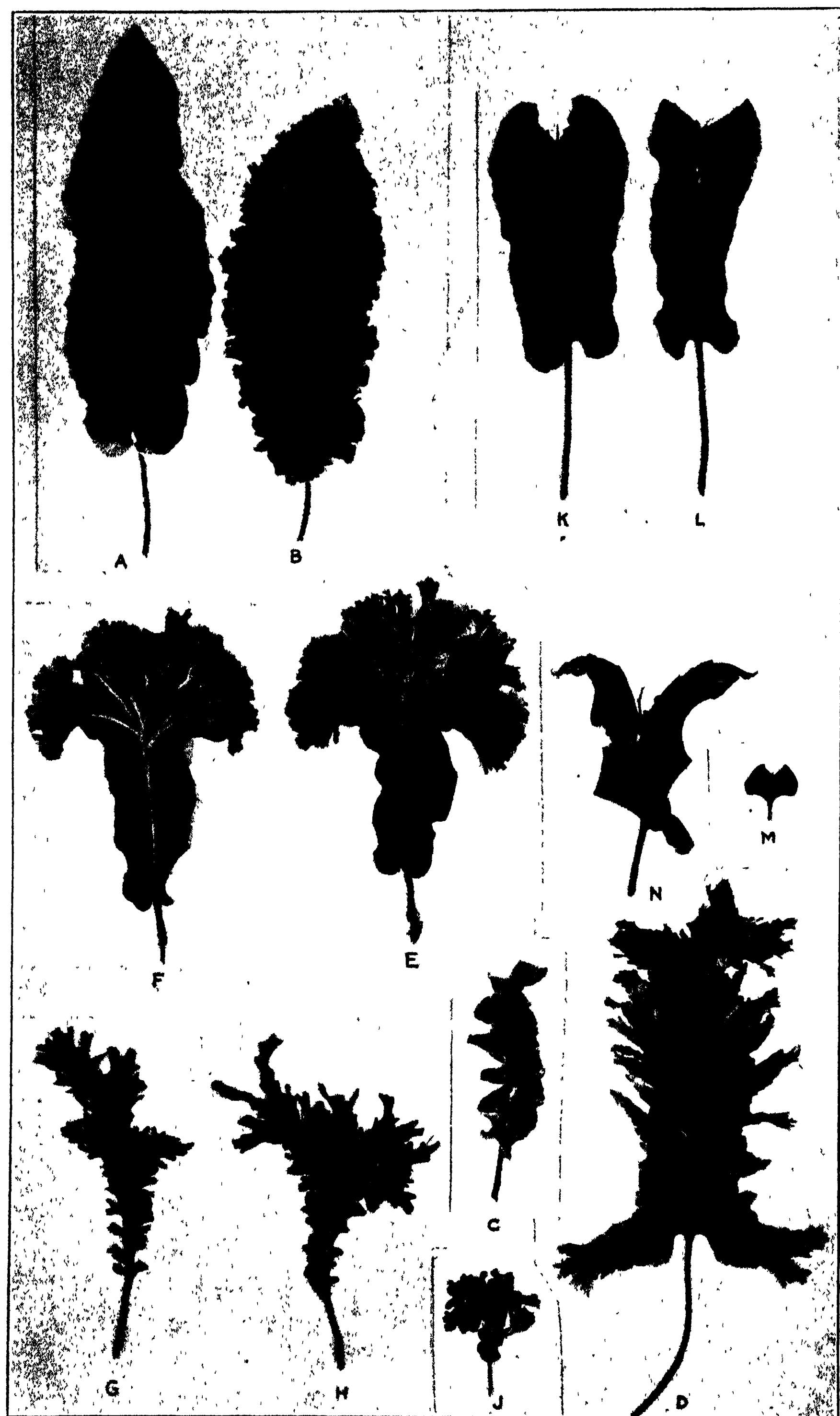
The presence of variegation in the sporophytic or gametophytic generation has no effect on the ratio in which the types occur.

EXPERIMENTS WITH SCOLOPENDRIUM VULGARE.

Dwarfness. A muricate form of *Scolopendrium vulgare*, var. *crispum nanum*, the fronds of which only attain a length of 3—4 cm., was found to be a homozygote. Dwarfness is recessive to tallness. (For other varieties possessing characters which reduce the size of the plant see below.)

Branching. That various types of branching of the fronds found among varieties of *Scolopendrium vulgare* are recessive to nonbranching is evident from several experiments. Furcated and multifid varieties (Fig. 2 *E—H*) crossed with the *vulgare* type (Fig. 2 *A*) have always given unbranched hybrids. In one experiment the var. *spirale* ♀ (Fig. 2 *C*), possessing unbranched fronds not exceeding 10 cm. in length and having the basal parts very much undulate and with torsion of the apex, was crossed with the var. *ramocristatum* ♂, a multifid and non-undulate variety (Fig. 2 *E—F*). F_1 had the common *vulgare* type of frond and in F_2 a segregation occurred into 67 plants of *vulgare* type, 25 plants of *spirale* type, 20 plants of *ramocristatum* type and 5 plants like *ramocristatum* but with undulation and torsion of the fronds (Fig. 2 *I*), the calculated ratio being 65,79 : 21,93 : 21,93 : 7,31.

Further, the regularly *multifid* (Fig. 2 *E—F*) or *palmate* type is


A
B
K
L
F
E
N
M
C
D
G
H
J

probably dominant to the irregularly multifid one (Fig. 2 *G*—*H*). One heterozygous regularly multifid plant segregated into 61 plants of the former type and 21 plants of the latter.

The projecting lobes of the margin on fronds of var. *sagittatum projectum* (Fig. 2 *D*) have been shown upon crossing to be recessive to the *vulgare* type of frond. The former variety crossed with palmately or irregularly furcated varieties has also given hybrids of *vulgare* type.

Crispate or *undulate* fronds are recessive to the *vulgare* type, e. g. in one experiment where the variety *crispum fertile* (Fig. 2 *B*) used as a ♀, was crossed with the *vulgare* type, F_1 was *vulgare* and in F_2 a segregation occurred into 57 *vulgare* type and 19 *crispum fertile* type. For the segregation in F_2 from the cross between var. *ramocristatum* and var. *spirale* see above.

The inheritance of *entire* leaf and *incised* leaf has been studied by LANG (1923), who showed that a segregation of 3 entire-leaved to one incised-leaved took place in F_2. This has been confirmed in my experiments with similar types, the difference being that the variety used by me was at the same time homozygous for undulation. The F_2 consisted of 65 entire-leaved plants and 20 incised-leaved plants. F_3 from one of the entire-leaved plants gave 55 entire-leaved and 17 incised-leaved plants.

Murication of the upper surface of the frond is dominant to smooth surface. Sporophytes homozygous in this respect are muricate from the first leaf. Those heterozygous attain the character gradually.

The development of *the ridge* inside the margin on the under side of the frond is formed by the protrusion of certain layers of the undersurface (Fig. 3 *A*—*C*). In some plants this protrusion is so well developed that it forms *a transparent membrane* which stands away from the frond (Fig. 3 *A* and *G*). This particular form of frond is dominant to the smooth form. Strictly speaking the hybrids may be said to be intermediate, as the first fronds are devoid of this margin. The feature gradually develops on later fronds (Fig. 3 *B*—*C*), but always to a less degree than on the homozygotes (Fig. 3 *A*, homozygous

Fig. 2. *Scolopendrium vulgare. A vulgare*-type, *B crispum fertile, C spirale, D sagittatum projectum, E*—*F* under and upper side of frond of regularly multifid type. *G*—*H* upper and under side of fronds of irregularly multifid type. *I* the double recessive obtained in F_2 from $C \times E$—F types. *K*—*L* type with the costa developed into the hornlike terminal protrusion, *M* underside of frond of young plant of *K*—*L* showing the cup-like structure, *N* underside of frond of similar type with wing-like structure. All reduced approximately to the same scale.

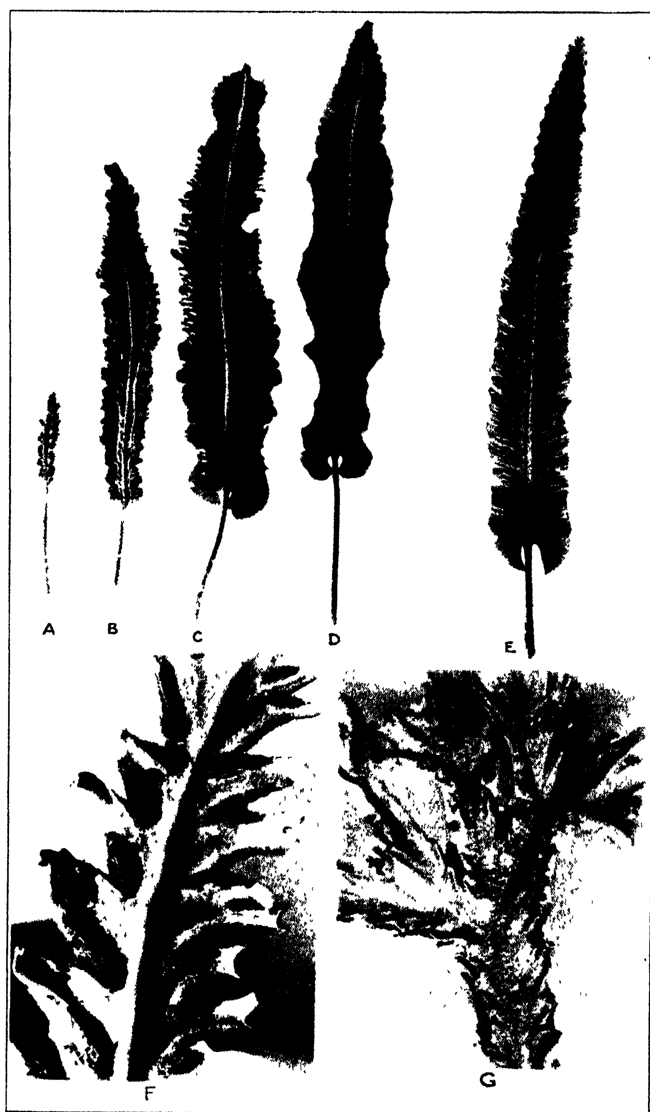


Fig. 3. *Scolopendrium vulgare*. *A—D* undersurface of fronds representing plants of an F_2 family, *A—C* with ridge, *D* without ridge. *E* frond of F_1 from a muricate *vulgare* type × a regularly multifid variety (both with sori on the undersurface), showing sori on the *upper* surface. *F* frond of a variety with incisions between the sori which face each other. *G* upper side of frond of a multifid variety with the transparent membrane round the edge, showing position of sori.

plant). The homozygous plant starts from the first leaf with this peculiar margin. Thus the F_2 in one experiment, when the plants were young, consisted of 78 plants without ridge and 27 plants with ridge. When the plants were fully grown the ratio was 27 with ridge (Fig. 3 *A*), 45 with ridge less developed (Fig. 3 *B*—*C*) and 33 without ridge (Fig. 3 *D*). The calculated ratio, 26,25 : 52,50 : 26,25 would no doubt have been obtained if the plants had been kept longer, as there were too many of the still non-ridged and too few heterozygous ridged. Subsequently another lot has been raised of the same family, consisting, when scored young, of 29 plants without ridge and 13 plants with ridge. Twelve prothallia in the former family were kept isolated and each one self-fertilized. 5 prothallia gave sporophytes without ridge and 7 gave sporophytes with ridge from the first frond. These homozygous sporophytes with ridge have a special appearance as the development of this peculiar margin seems correlated with contraction of the whole lamina. This occurs to such an extent that the fronds only attain a length of about 15 cm., and a width of 15—20 mm. They show excrescences and folds of the upper surface and margin and the dark leathery part of the frond is in strong contrast to the projecting transparent membrane-ridge of the underside. Plants in this family heterozygous for margin show serration of the edge, where the ridge is developed.

The position of the sorus is often altered as a consequence of the development of this membrane-ridge. A dislocation of part of the sorus is effected if the ridge crosses the sori. In the multifid types, with transparent membrane round the edge of the frond, the sori mostly follow the inside of the fold thus produced and are exposed towards the upperside of the frond (Fig. 3 *G*). The displacement of the sori from the underside of the frond to the upperside is further characteristic of a regularly multifid form without well developed membrane. The best example is found, however, in the hybrid between a regularly multifid variety without marginal fold and the muricate *vulgare* type, also without fold, both having the ordinary position of the sorus on the undersurface of the frond. The hybrid, which is muricate, has typical *vulgare* type fronds, but with sori on the upper side of the fronds from the edge towards the costa (Fig. 3 *E*). This feature is probably not correlated with murication as it does not appear in the typical *muricatum* plants of the family raised here. This peculiarity is also found in certain *vulgare* type plants. Furthermore, the deep incisions on the fronds of certain varieties, which give them a more or less

pinnate appearance, occur between the sori which face each other. The result is the exposure pictured in Fig. 3 *F*. Further investigation is needed as to the development of this as well as other characters, and the relation of these processes to each other in conjunction with the analysis of the factorial constitution.

This applies also to another character, i. e. *the development of the costa into a hornlike terminal protrusion*, a process combined with transformation of the apex of the frond into a large, more or less cup or winglike structure on the under side of the frond (Fig. 2 *K—N*). A structure, probably homologous, is found in another variety. Here the fronds terminate abruptly, the costa forms the hornlike protrusion, but the rest of the apex of the frond is merely turned back towards the undersurface. The character in question has been found to segregate, but its relation to other characters is not at present clear.

Fertility. Reciprocal hybrids have in all experiments been alike. They are all very soriferous, the spores being normally developed. The only instance of sterility, i. e. the non-appearance of sori, met with up to the present time, occurred in the crispate plants in F_2 from the cross *vulgare* type × var. *crispum fertile* (see above). Fronds of these plants are thinner in texture than normal fronds and it is possible that older plants will become fertile.

EXPERIMENTS WITH ATHYRIUM FILIX-FOEMINA.

Branching. The extra branching of fronds and pinnae, characteristic of »crested» varieties, is dominant over the typical *Athyrium Filix-foemina* type of frond. In one experiment the crested var. *grandiceps* gave 37 *grandiceps* plants and 10 of the type. A less tasseled form, but with clearly furcated pinnae gave 43 furcated plants and 14 plants of the type. Other plants have been homozygous for furcation.

Shape of pinnules. The regular shape of the pinnules is recessive to the irregular. A sporophyte with pinnules varying in shape from lanceolate to flabellate, with regular or irregular outline, often with dilated or bifid apex, gave 72 plants with irregularly developed pinnules and 27 plants with regularly developed pinnules.

Very distinct degrees of laciniation of the pinnules occur, the more laciniated types being recessive to the less laciniated. On the laciniated plants pinnules or whole pinnae are often found similar to those of the next (dominant) type. This phenomenon occurs so frequently in plants of a certain family and its derivatives, that it may be said to

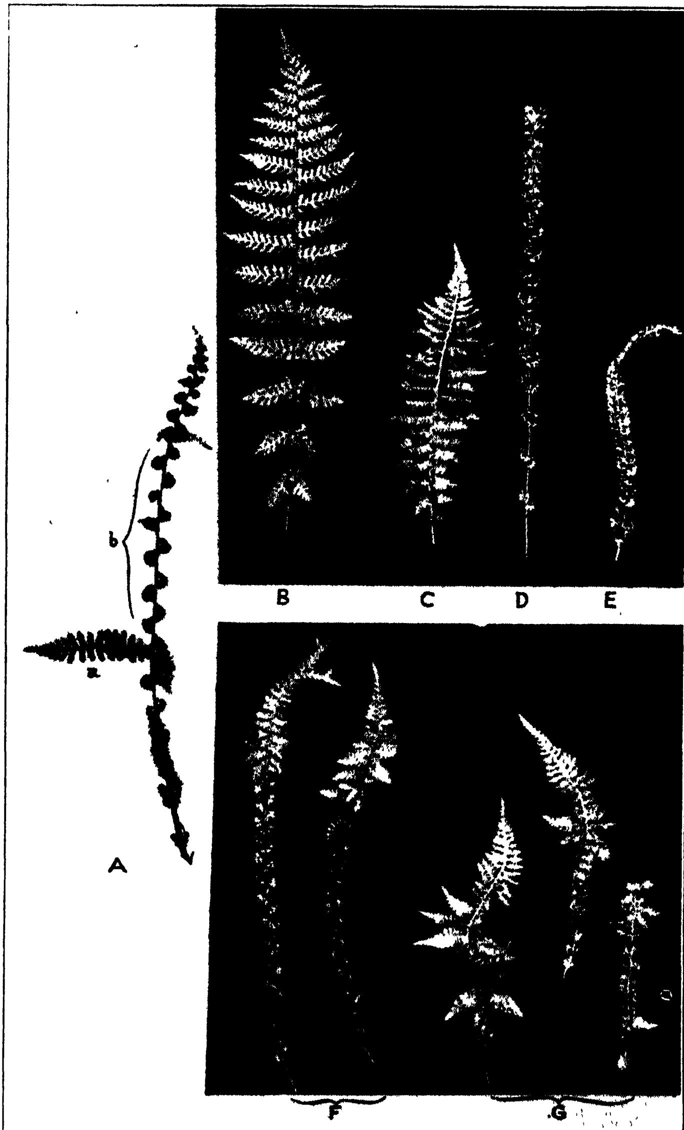


Fig. 4. *Athyrium Filix-foemina*. *A* frond of a sporophyte of the var. *Frizelliae*, *a* aberrant pinna, *b* characteristic pinnae. *B—E* fronds representing types of descendants derived from frond *A*. *F—G* fronds of two other types of descendants in the same family, *F* showing pinnae like *B* and *D*, *G* showing pinnae like *C* and *E*.

be the rule. The genotypical constitution of the different parts of the laciniated types in question has not yet been determined, owing to the

non-development of sori. It is interesting to note in this connection that BENEDICT (1924) found in budsports of the Boston fern, that the more advanced types of leaf division were not thrown by once pinnate types, but only by varieties with a higher degree of division.

The genotypical constitution of a sporophyte of *Athyrium Filix-foemina* var. *Frizelliae* (Fig. 4 *A*), another structural mosaic, is, however, available for investigation, as all parts of the plant are copiously soriferous. The chief characteristic of the var. *Frizelliae* is that the pinnae branch immediately on the rachis, producing a short rounded, or a solid leafy, semi-circular, flabellate-formed pinna. This parallel form to *Nephrolepis Duffi* has thus two transformed parts instead of the single pinna, one covering the other. The fronds end in a rather larger terminal pinna of the same form. A particular frond (Fig. 4 *A*) of our sporophyte showed some pinnæ like that illustrated (part *a* of frond), alongside of pinnae characteristic of var. *Frizelliae*, (part *b* of frond). Spores from pinna *a* and from part *b* were gathered separately. From pinna *a* a family was raised (Fig. 4 *B*—*G*) consisting of 119 plants, of which 48 plants had exactly the same type of pinna as pinna *a* (Fig. 4 *B*). The family derived from part *b* consisted of 97 plants, of which 16 had exactly *a*-type of pinna. Both families also contained plants with solely *Frizelliae*-type of pinna (like part *b* and Fig. 4 *D*), and some plants which had the first fronds with pinnae like *a* and subsequently developed fronds with pinnae representing transitional stages from *a*-type to *Frizelliae*-type (Fig. 4 *F*). Some, or all of these latter plants had a mixture of both types on the same frond. In the family raised from the *a*-pinna 56 such plants occurred and in the other family 19. In both families the three types also occur with shortened rachis and imbricated pinnae and pinnules (Fig. 4 *C, E, G*). The proportion of the types derived from the two parts of the frond indicates that a genotypical difference existed between the two parts.

LITERATURE CITED.

1. BENEDICT, RALPH C. 1924. Variation among the sporelings of a fertile Sport of the Boston Fern. II. Jour. Hered. XV. 10.
2. BOWER, F. O. 1923. The Ferns. I. Cambridge.
3. LANG, W. H. 1923. On the Genetic Analysis of a Heterozygotic Plant of *Scolopendrium vulgare*. Jour. Gen. XIII. 2.
4. LOWE, E. J. 1895. Fern Growing. London.

THE SECOND CHROMOSOME RECESSIVE HOOK BRISTLES IN DROSOPHILA MELANOGASTER

BY *OTTO L. MOHR*
ANATOMICAL INSTITUTE, THE UNIVERSITY, OSLO, NORWAY

CAREFULLY kept records of all the new mutants encountered by different workers have proved to be of great value during the progress of the *Drosophila* work. Not only have such records to a considerable extent increased our knowledge of the nature and manner of occurrence of mutation in general, and contributed to the improvement of the chromosome maps, — in the latter respect they are also of special interest for the analysis of parallel mutations now carried out in different *Drosophilas*. — But it is also of practical importance that new mutants may be known to other workers engaged in the study of special problems and for whom a new mutant gene in a particular chromosome region may represent a very valuable improvement of the experimetal tools used in the attacque on the problem in question.

In one important respect, however, the *Drosophila* records seem to have led to a false impression. Over and over again I have met with the misapprehension, that practically all the mutant genes in *Drosophila* produce constant character changes. This is, of course, by far not the case. In addition to the numerous »good» characters, which naturally, because of their far greater usefulness, primarily attract the interest, a considerable number of inconstant, »poor» mutant characters have been described both in special papers and in the systematic records issued from the Columbia Laboratory. In fact, such »poor» mutant characters are, relatively, of very frequent occurrence in *Drosophila* as in all other material. But if they do not exhibit features of particular interest they are generally discarded, and very often so without even being brought on record. This may have led to the misapprehension mentioned.

It seems advisable to emphasise this fact. Both among non-geneticists and among many geneticists — especially those dealing with

human material — the false opinion seems still to be quite common, that most genes are constant in their somatic manifestation. Typical Mendelian ratios are accordingly expected, while it should never be forgotten, that the appearance of definite Mendelian ratios is a secondary phenomenon, open to a whole series of modifying influences. among which the inconstancy of the somatic manifestation of the gene in question is but one.

— In the following a new II-chromosome recessive, *hook bristles*, is described and located. During the linkage work with this gene two new sex-linked recessives, *vesiculated wings* and *incised wings*, occurred. A short account is given of the latter, which in contrast to hook may serve as an illustration of a »poor» character in the sense mentioned above.

OCCURRENCE AND DESCRIPTION OF THE RECESSIVE MUTANT HOOK (*hk*).

Jan. 4, 1924 a single male which had the scutellar bristles bent at sharp angles and the wings extended was found in the e^2 *wo ro* ♀ × *M* ♂ stock bottle. In this stock females homozygous for the III-chromosome recessives ebony[2] (e^2), white ocelli (*wo*) and rough (*ro*) are in each generation mated to males which in one member of the III-chromosome pair do carry the dominant gene Minute (*M*) and in the other the three recessives just mentioned. The exceptional male was homozygous for these recessives. The other flies present, 32 in all, were examined, but none of them exhibited the exceptional bristle and wing character mentioned.

TABLE 1. P_1, *ebony*[2] *white-ocelli rough hook* ♂ × *wild-type* ♀ ♀ F_1; *wild-type* ♀ × *wild-type* ♂ ♂.

Jan. 26, 1924	e^2 *wo ro*		+		e^2		*wo ro*		e^2 *wo*		*ro*	
		hk		*hk*		*hk*		*hk*		*hk*		*hk*
3194	21	6	78	30	2	—	2	—	7	1	6	1
3195	28	4	167	53	1	—	2	—	6	2	8	3
3196	31	12	185	61	4	—	2	1	11	—	5	2
Total	80	22	430	144	7	—	6	1	24	3	19	6

The male was crossed to wild-type females and gave in F_1 wild-type offspring only. Thus, if the character change is due to a muta-

tion, the gene in question must be recessive. Since the F_1 flies are heterozygous for three III-chromosome recessives an F_2 generation will give direct information concerning to which linkage group the new gene belongs. An F_2 generation was accordingly raised (Table 1), and the bristle and wing character reappeared in both sexes. Thus,

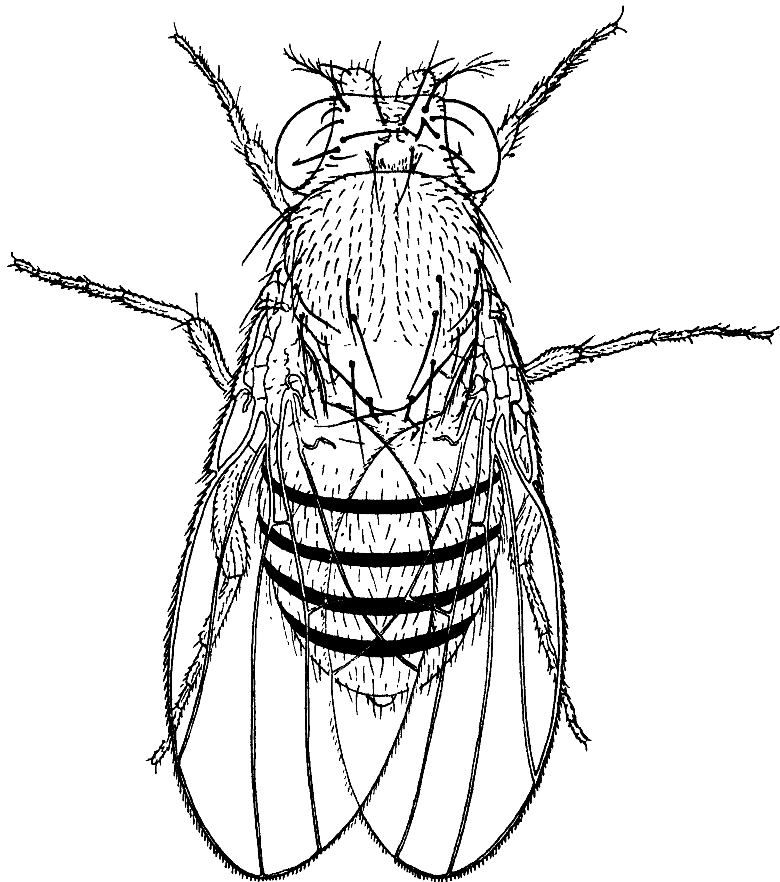


Fig. 1. Hook female. (The wild-type red eye colour not indicated in the figure.)

it was clear that the gene was not sex-linked, as had been regarded as not improbable from the manner of occurrence of the mutation.

As seen from the Table 176 out of 742 F_2 flies exhibited the new character called *hook* (*hk*) bristles. The gene segregates freely from the III-chromosome genes present in the test, and since it showed no sex linkage there was reason to believe that it belonged to the second chromosome group.

Hook females and males were now mated and a pure hook stock was finally obtained by outcrossing and selection.

The hook fly is on the whole somewhat shorter and thicker than the wild type. The wings which are slightly shortened are not infrequently more or less divergent. The most typical and for classification most reliable character change is, however, that of the bristles. The majority of the bristles are slender and tapered, though somewhat thicker than those of the wild-type fly. But some are markedly shortened and bent at sharp angles. The alteration makes frequently the end of the bristle in question look like the point of a fishing hook with its barbule.

The bristles which are most constantly affected in this way are the scutellars, especially the posterior ones, the presuturals or notopleurals, and on the head the verticals or the postverticals. The character change is constantly present in one or more of the bristles mentioned, but may show a somewhat varying degree. In general the alteration is most pronounced in the well-nourished flies which emerge during the first part of the ten-days count.

THE LOCATION OF THE HOOK GENE.

Two back-cross experiments involving II-chromosome genes were carried out in order to obtain preliminary data on the location of the hook gene. In one experiment hook females were crossed to heterozygous Star Gull males and the F_1 Star Gull daughters back-crossed to hook males. The other was an analogous back-cross test involving the second chromosome dominant Lobe^2. Star (S) is located at 2,0, Gull (G) is due to a section deficiency located at about 10 units to the right of Star, (MOHR, 1923 a) while Lobe^2 (L^2) (MOHR, 1923 b) has its locus at about 72.

The result of these tests are presented in Table 2 and 3.

In the first of these tests (Table 2) we get 71 recombinations for hk and L^2 in a total of 615 flies, or a recombination percent of 11,5 for the two genes involved. In the classification of the flies from the experiment Table 3 Star was disregarded, since the flies used were not yet free from rough, which character interferes with Star. It is apparent that the viability of the Gull hook class is considerably lowered, so only the non-Gull flies are used for the calculation of the Gull-hook distance. In a total of 354 non-Gull individuals 139 individuals, or 39,3 % are recombinations for Gull and hook. When

the undetected double cross-overs within the Gull-hook distance are considered, the two tests indicate that the hook locus lies to the left of Lobe^2, at a distance of about 11,5 units judging from the preliminary data so far obtained.

TABLE 2. P_1; *Lobe*^{2} ♀♀ × *hook* ♂♂. *B. C.*; F_1 *Lobe*^{2} ♀ × *hook* ♂♂.

Febr. 27, 1924	hk	L^2	hk	+
3226	132	139	22	13
3227	141	132	13	23
Total	273	271	35	36

TABLE 3. P_1; *Star Gull* ♀♀ × *hook* ♂♂. *B. C.*; F_1 *Star Gull* ♀ × *hook* ♂♂.

Febr. 27, 1924	G	hk	G hk	+
3229	73	76	30	53
3230	57	49	20	27
3231	90	90	24	59
Total	220	215	74	139

In order to get a more accurate location the linkage relations of hook to the II-chromosome recessives purple (*pr*; at 54,5) and vestigial (*vg*; at 67,0) was now investigated. As a first step it was necessary to secure the double recessive *pr hk* and *hk vg* stocks. Hook males were therefore crossed to vestigial females and black purple curved females respectively.

In one of these *vg* ♀ × *hk* ♂♂ cultures (3356, Mar. 23, 1924) it was observed that all the F_1 females (total 38) were wild-type as expected. Of the sons 22 were also wild-type, while 23 had in one or both wings a large vesicle filled with a fluid. It is apparent from these data, that this typical character change is due to a sex-linked mutant gene for which the vestigial female used must have been heterozygous. The new mutant, called *vesiculated* (*vs*), was handled over to Mr. EVANG for investigation. He found that the recessive gene in question is located at 16,0 in the *X*-chromosome (EVANG, 1925). A stock was also sent to Dr. STURTEVANT who found that vesiculated *melanogaster* is isomorphic to the analogous mutation vesiculated in *Dr. simulans.*

F_2 vestigial flies, of which a certain percentage are expected to be of the constitution $\frac{hk\ vg}{vg}$ as a result of crossing over within the hook-vestigial distance, were tested by hook males, and one such culture gave wild-type and hook offspring. Hook flies from this culture were inbred and the desired hook vestigial flies were obtained

in the next generation. Such double recessive flies were mated to Lobe² flies, and F_1 Lobe² females back-crossed singly to hook vestigial males with the result presented in Table 4.

TABLE 4. P_1; *hook vestigial* ♀ ♀ × *Lobe²* ♂ ♂. *B. C.*; F_1 *Lobe²* ♀ × *hook vestigial* ♂ ♂.

May 27, 1924	0		1		2	
	hk vg	*L²*	*hk L²*	*vg*	*hk vg L²*	+
3540	120	116	6	13	5	7
3541	104	130	12	11	6	10
3542	95	115	9	13	2	2
Total	319	361	27	37	13	19

In a total of 776 flies 64 or 8,2 % are recombinations for *hk* and *vg*, while 32 or 4,1 % are recombinations for *vg* and L^2. Judging from this test it was assumed that *hk* was located at 67 — 8,2 = 58,8, *i. e.*, about four units to the right of the purple locus.

Meanwhile an F_2 generation from the *hk* × *b pr c* cross mentioned had been raised. The black purple individuals obtained in this F_2 generation are due to crossing-over within the purple curved distance, and since it seemed from the previous data likely that hook was located to the right of purple, it was expected that a certain percentage of the black purple cross-over flies were heterozygous for hook as a result of crossing-over within the purple-hook distance. Black purple F_2 flies were therefore inbred in mass cultures in order to secure the homozygous *b pr hk* stock desired. In spite of the fact that a considerable number of such cultures were raised no such triple recessive flies occurred among the offspring.

This must either mean that hook is located very closely to the right of purple, or that the hook locus is to the left of the purple locus. In the latter case none of the black purple F_2 flies can be heterozygous for hook also.

In order to meet both these possibilities F_2 hook flies and F_2 purple flies from a hook × purple cross were mated. In four out of twenty such cultures some hook or purple individuals were obtained among the offspring as a result of crossing-over within the hook-purple distance. By crossing these hook or purple F_2 flies a hook purple stock was now secured. Such hook purple flies were mated to Lobe² individuals, and F_1 Lobe² females back-crossed singly to *hk pr* males.

Since it was apparent from the earlier tests that hook is located very close to purple, 9 such back-cross cultures were raised (Table 5).

TABLE 5. P_1; *hook purple* ♀ ♀ × *Lobe*^{2} ♂ ♂. *B. C.*; F_1 *Lobe*^{2} ♀ × *hook purple* ♂ ♂.

Oct. 16,	0		1		2		1, 2	
1924	*hk pr*	L^2	*hk* L^2	*pr*	*hk pr* L^2	+	*hk*	*pr* L^2
3642	82	77	—	1	10	31	—	—
3643	84	83	—	1	1	19	—	—
3644	53	11	—	—	—	10	—	—
3645	101	77	—	—	5	19	—	—
3646	61	38	—	—	—	8	—	—
3647	41	3	—	1	—	9	—	—
3649	30	6		1	—	9	—	—
3650	73	57	—	1	4	18	1	—
3651	89	33	—	1	2	23	—	—
Total	614	385	—	6	22	146	1	—

As seen from the table, the viability of the Lobe^2 classes is in these cultures very considerably lowered, a lowering which is especially pronounced within the hook Lobe^2 classes. This lowering of the viability is apparently due to the fact that these cultures before hatching had for four days been kept in a cold room. The unfavorable culture conditions also caused an unusually extreme degree of the Lobe^2 character. No less than 44 out of 407 Lobe^2 flies, or 11 %, were entirely eyeless. Conversely, the hook character was not very well pronounced during the last days counts. In such flies it is frequently necessary to classify hook by aid of the alterations of the bristles on the head. But in the extreme Lobe^2 flies one or more bristles near the eye region are frequently bent at sharp angles. Thus, in these extreme Lobe^2 flies the Lobe^2 character changes interfere with the classification of both hook and purple. The classification for these characters is accordingly, what concerns the Lobe^2 classes in the experiment Table 5, not reliable.

However, since there was no difficulties in separating the non-Lobe^2 flies, these classes may be used directly for the calculation of the recombination percents. In a total of 767 non-Lobe^2 individuals 7, or 0,9 % are recombinations for hook and purple, while 147, or 19,2 % are recombinations for purple and Lobe^2. It is apparent from

the classes obtained that hook is located to the *left* of purple and not to the right as previously assumed.

Since the culture conditions had been unfavourable in the linkage experiment just presented, it was regarded desirable to secure additional data for the final location of hook in relation to purple. A hook purple vestigial triple recessive stock was made, and of the four possible back-cross tests two were carried out.

TABLE 6. P_1; *hook purple* ♀♀ × *vestigial* ♂♂. *B. C.*; F_1 *wild-type* $\left(\frac{hk\ pr}{vg}\right)$ ♀ × *hook purple vestigial* ♂♂.

Jan. 15, 1924	0		1		2	
	hk pr	*vg*	*hk vg*	*pr*	*hk pr vg*	+
3767	60	73	1	—	4	7
3768	106	76	1	—	8	15
3769	111	97	—	—	12	19
3770	85	81	—	—	14	13
3771	133	138	1	—	15	26
3772	85	73	—	2	11	10
3773	107	110	1	1	9	10
Total	687	648	4	3	73	100

TABLE 7. P_1; *hook vestigial* ♀♀ × *purple* ♂♂. *B. C.*; F_1 *wild-type* $\left(\frac{hk\ vg}{pr}\right)$ ♀ × *hook purple vestigial* ♂♂.

Jan. 28, 1925	0		1		2	
	hk vg	*pr*	*hk pr*	*vg*	*hk*	*pr vg*
3843	86	111	1	—	13	15
3894	101	116	1	—	5	11
3895	159	178	2	—	23	16
3896	88	123	1	1	9	17
3897	163	146	—	2	24	16
3898	111	125	2	1	12	20
3902	119	164	—	2	20	28
3903	156	191	1	1	22	21
Total	983	1154	8	7	128	144

In the first experiment (Table 6), 7 individuals, or 0,5 %, out of a total of 1516 flies are recombinations for hook and purple, in

the latter (Table 7), 15 out of 2424 flies, or 0,6 %, are due to crossing over within the hook-purple distance. When the data from the experiment Table 5 are included we get 22 recombinations for hook and purple in a total of 4607 flies, or 0,6 % of recombination. As the hook locus may accordingly be regarded 54,5 — 0,6 = 53,9.

EVALUATION OF HOOK.

The hook flies are of good viability and fertility, and the separation from wild-type may be carried out with accuracy and ease. That Lobe[2] under unfavourable conditions may to some extent interfere with the classification of hook was mentioned above. Except for this, hook has the great advantage of not interfering with any other autosomal mutant character.

A character change of this type is — so far as known — as yet unique among the autosomal mutants of *Dr. melanogaster*. Among the sex-linked mutants, however, singed and forked — each represented by a series of multiple allelomorphs — exhibit bristle alterations of the same order. The most extensive series of similar mutant characters in the *Drosophilas* includes character changes of this type, and one or more representatives of this cathegory are under the name of forked, singed and stubby known in each of the following species: *D. melanogaster*, *D. virilis*, *D. willistoni*, *D. obscura*, *D. simulans*, and *D. funebris*. It is a striking fact, that all these mutants are sex-linked.

METZ, MOSES and MASON (1923) who emphasise this, mention that an autosomal recessive discovered by STURTEVANT in *D. simulans* may probably form an exception to this rule. But Dr. STURTEVANT later informs me, that this character does not look like hook. No tests were accordingly carried out in order to see, whether the two mutants are isomorphic.

Hook should be a useful mutation for general work, though its usefulness is to some extent restricted by the fact that it is so closely linked to purple, which is one of the most valuable mutations in the second chromosome group. In tests where other eye colour genes which interfere with purple are used, purple may with advantage be replaced by hook, and in the investigation of special problems involving the middle region of the second chromosome hook may prove to be of special value.

THE SEX-LINKED RECESSIVE INCISED WINGS (*in*).

In one of the mass-cultures of F_2 black purple flies (p. 174) 7 out of the black purple males obtained showed a very typical wing alteration, both wings having one or more distinct notch-like incisions near the end, (C. 3440; April 4, 1924). Since it seemed likely, that the character change was due to a sex-linked mutant gene, for which one of the females had been heterozygous, incised males were crossed to Bar females (*B*; at 57,0, I chr.). The wing character did not reappear in F_1. Two F_1 Bar females were back-crossed to an incised male and to Bar males respectively (Table 8).

TABLE 8. P_1; *Bar* ♀♀ × *incised males*. *B. C.*; F_1 *Bar* ♀ × *incised* ♂ (*3537*); F_1 *Bar* ♀ × *B* ♂♂ (*3538*).

May 17, 1924	♀♀				♂♂			
	B	*in*	*B in*	+	*B*	*in*	*B in*	+
3537	57	18	--	35	42	25	--	17
3538	150				66	46	1	17
Total	260				108	71	1	34

It is apparent from these tests that the wing alteration is due to a sex-linked recessive as suspected; and that the gene is located in the neighbourhood of the Bar locus is demonstrated by the single Bar incised cross-over occurring among the male offspring. But of the genetically incised females about two thirds, of the genetically incised males about one third fail to manifest the character somatically. In a mass-culture of incised flies 88 were incised, while 28, or about one fourth failed to manifest the mutant character. We are in other words dealing with a typical case of a »poor» character. The gene produces in many individuals a very striking and typical alteration, but fails in a considerable percentage of cases to have any detectable effect whatever. For experimental purposes such mutants are clearly of very little use.

LITERATURE CITED.

1. EVANG, K. 1925. The sex-linked mutants vesiculated and semi-lethal in *Drosophila melanogaster*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre, Bd. XXXIX, p. 165—183.
2. METZ, C. W., MOSES, S. M., and MASON, E. D. 1923. Genetic studies on *Drosophila virilis* with considerations on the genetics of other species of *Drosophila*. Carnegie Inst. Wash. Pub. No. 328, p. 1—94.
3. MOHR, O. L. 1923 a. Modifications of the sex-ratio through a sex-linked semi-lethal in *Drosophila melanogaster*. (Besides notes on an autosomal section deficiency). Studia Mendeliana, Brunæ, p. 266—287.
4. — 1923 b. A genetic and cytological analysis of a section deficiency involving four units of the *X*-chromosome in *Drosophila melanogaster*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre, Bd. XXXII, p. 108—232.
5. MORGAN, T. H., BRIDGES, C. B., and STURTEVANT, A. H. 1925. The genetics of *Drosophila*. Bibliographia Genetica II, p. 1—262.

PAPILLARMUSTER UND PSYCHISCHE EIGENSCHAFTEN

VON *KRISTINE BONNEVIE*
OSLO, NORWEGEN

MEINE durch eine quantitative Beurteilung gewonnenen Resultate mit bezug auf die Vererbbarkeit der Papillarmuster der menschlichen Finger sind in früheren Arbeiten (1923—1924) auseinandergesetzt worden. Das statistische Auftreten der verschiedenen Mustertypen (Wirbel, Schleife u. Bogen) wurde, mit Rücksichtnahme auch auf die früher vorliegende Literatur, nicht nur für jeden einzelnen der zehn Finger, sondern auch für die verschiedenen Menschenrassen als charakteristisch nachgewiesen. Auch konnten drei verschiedene, unter sich unabhängig vererbbare, Faktoren oder Faktorgruppen, in der Konfiguration der Papillarmuster unterschieden werden, nämlich 1) die zirkuläre oder elliptische Form, 2) das Fehlen oder Vorhandensein einer Tendenz zur Doppelschleifenbildung, und endlich 3) der quantitative Wert der Papillarmuster eines Individuums, d. h. der individuell charakteristische Entwicklungsgrad ihres durch die beiden ersterwähnten Charaktere bestimmten Bauplanes.

Unter Hinweis auf den von früheren Forschern nachgewiesenen Zusammenhang zwischen dem Typus eines Papillarmusters und der Form und Höhe des betreffenden Fingers resp. Zehenballens wurde auch (1924, S. 69) als wahrscheinlich hervorgehoben, dass die Papillarmuster in ihrer variierenden Entfaltung als Indikatoren von Variationen der Fingerballen angesehen werden dürfen, die vielleicht an und für sich zu fein sind, um direkt wahrgenommen zu werden — dass also die genotypischen Faktoren vielleicht nicht direkt die Konfiguration der Papillarmuster, sondern nur indirekt durch die erblich bestimmte Ausformung der Fingerballen, bestimmen. Diese Annahme scheint durch noch nicht veröffentlichte embryologische Untersuchungen vollauf bestätigt zu werden.

In dieser Arbeit möchte ich jedoch zuerst eine andere, die ursächlichen Beziehungen der Papillarmuster berührende, Frage erörtern — diejenige nämlich, ob zwischen Papillarmustern und psychischen Eigenschaften der Individuen irgend eine Korrelation bestehen könnte.

Die Annahme eines solchen Zusammenhanges zwischen Psyche und Papillarmuster ist schon öfters verfochten worden. So sind, besonders von italienischen und französischen Forschern (D'ABUNDO 1891, FORGEOT 1893, FÉRÉ 1905—1906, CEVIDALLI 1906—1908, u. A.) Untersuchungen über Papillarmuster bei Idioten und Psychopathen verschiedener Art angestellt worden, und zwar mit dem Resultat, dass man hier auf verschiedenen Punkten positive Resultate erreicht haben soll. Das bis jetzt vorliegende Material ist aber natürlich lange nicht gross genug und auch nicht eingehend genug analysiert, um in dieser schwierigen Frage Klarheit zu schaffen. — Auch POLL (1921—1922) meint bei einer Untersuchung von 1508 Geisteskranken (Schwachsinnigen und Schizophrenen) »recht deutliche Unterschiede zwischen einer Population von Geistesgesunden und Geisteskranken» vorgefunden zu haben, und zwar auch »bei den Schizophrenen — eine ganz andere, von der Norm wie von den Schwachsinnigen in einzelnen Zügen abweichende Verteilung». Diese sehr bemerkenswerten Schlussfolgerungen sind aber leider bis jetzt nur in einem kurzen Referat eines Vortrags veröffentlicht worden; ihre faktische Grundlage lässt sich also nicht weiter studieren oder beurteilen.

Die Bedeutung eines sicheren Nachweises einer Korrelation zwischen genau diagnostizierten psychischen Störungen und irgendwelchen abweichenden Konfigurationen der, schon im vierten Embryonalmonat fertiggestellten, Papillarmuster ist ohne weiteres einleuchtend. Das Verständnis der Genese der psychischen Störung sowohl als auch die Beurteilung des betreffenden Individuums könnten dadurch gleichzeitig befördert werden.

Ich habe daher während der fortgesetzten Einsammlung von Material besonderes Gewicht darauf gelegt, auch von »Nichtnormalen» (Schwachbegabten, Psychopathen) Fingerabdrücke zu erhalten. — Die ersten Resultate einer Untersuchung dieser Art, einer Analyse nämlich der digitalen Papillarmuster von 535 schwachbegabten Schulkindern, möchte ich in dieser Arbeit veröffentlichen.

Das Material konnte, durch das gütige Entgegenkommen des Herrn Schulinspektors SCHULSTAD in zwei öffentlichen Hilfsschulen Oslo's eingesammelt werden, und zwar geschah dies in Zusammenarbeit mit Herrn Dr. JOHAN LOFTHUS, der zur selben Zeit die Intelligenz der betreffenden Kinder nach der »Stanford-Revision» der Methode BINET und SIMON'S geprüft hat. Für die grossen Dienste, die er mir während dieser Zusammenarbeit geleistet hat, möchte ich Herrn Dr. LOFTHUS auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Die digitalen Papillarmuster lassen sich, wie ich schon früher (1924) beschrieben habe, ihrer Linienzahl gemäss auf quantitative Klassen [1] verteilen; auch für die Individuen konnte, durch Summierung der Valenz ihrer Finger, ein quantitativer Wert bestimmt werden, der auf jedem der zehn Finger in charakteristisch verschiedene Weise zum Ausdruck kam. Die erste zu beantwortende Frage wäre dann diejenige, ob zwischen der Intelligenz eines Individuums und seinem Papillarmusterwert eine Korrelation besteht, — ob also, mit anderen Worten, aus dem Besitz eines Individuums entweder von Bogenmuster und kleinen Schleifen oder von hoch entwickelten Wirbelmustern, irgendwelche Schlüsse mit bezug auf die Höhe seiner Intelligenz berechtigt wären.

Es fehlt in der Literatur nicht an Angaben, die auf eine solche Korrelation hindeuten könnten. So meint z. B. CEVIDALLI (1908) bei Psychopathen ein häufigeres Auftreten von Bogen konstatiert zu haben als bei Normalen, wahrend man andererseits die Wirbelmuster und die ulnaren Schleifen bei den letzteren häufiger gefunden haben soll. Auch zwischen beiden Geschlechtern wurden zahlenmässige Unterschiede im Auftreten der verschiedenen Mustertypen behauptet, ein Resultat, das auch von POLL (1921—1922) eine Bestatigung gefunden zu haben scheint — Diese letztere Frage soll erst in einer folgenden Arbeit erörtert werden; hier möchte ich nur bemerken dass die im folgenden auseinandergesetzten Resultate fur beide Geschlechter dieselbe Geltung haben.

Der *Intelligenzquotient* gibt, wie bekannt, einen zahlenmässigen Ausdruck fur das Verhältnis zwischen dem »Lebensalter» und dem durch Prüfung gefundenen »Intelligenzalter» eines Individuums, indem das letztere in Prozent vom ersteren angegeben wird. Ein Quotient von 75 repräsentiert die untere Grenze einer normalen Intelligenz. Was ich im folgenden »Schwachbegabte» oder »Hilfsschulmaterial» benennen werde, besteht also aus Schulkindern, deren Intelligenzquotient im grossen ganzen unterhalb dieser Grenze liegt. Einzelne Ausnahmen, Kinder, deren Intelligenzquotienten zwischen 75 und 80 liegen, finden sich jedoch auch dabei, indem dieselben schon vor der Zeit regelmässig unternommener Prüfungen der Hilfsschule zugeteilt worden waren.

Zum Vergleich mit diesen schwach begabten Schulkindern steht mir ein Material von ca. 300 genau analysierten Fingerabdrücken nor-

[1] In früheren Arbeiten habe ich die Papillarmuster auf Kl. 0—10 verteilt, wodurch aber die grössten Muster, mit mehr als 20 Linien auf einer oder beiden Seiten, kaum richtig gewürdigt wurden. In dieser Arbeit ist daher eine Einteilung auf Kl. 0—12 durchgeführt worden.

maler Menschen zur Verfügung, nämlich diejenigen einer Gruppe intelligenzgeprüfter Schulkinder aus normalen Schulen und eine stetig wachsende Gruppe von Studenten, Universitätsfunktionären und Familienmaterial, unter welchem sich auch eine Reihe von Zwillingpaaren befindet. Die Intelligenzquotienten sämtlicher in meinem Material einbezogenen Schulkinder bilden eine kontinuierliche Reihe zwischen 30 und 116, das Hilfsschulmaterial zeigt hier ein Maximum zw. 55—70, während die Intelligenzquotienten normaler Schulkinder ihr Maximum zwischen 80—100 finden.

Das erste Resultat meiner Untersuchung ist insofern negativ, als es beweist, dass zwischen der Höhe des Intelligenzquotienten auf der einen Seite und derjenigen des Papillarmusterwertes auf der anderen gar keine Korrelation besteht. Die beiden Werte, die in Tab. 1 für 337 Schulkinder auf entsprechende Reihen verteilt worden sind, geben als Korrelationskoeffizient nur $r = 0{,}01 \pm 0{,}05$. — Ein Vergleich beider Werte bei zufällig gewählten Individuen würde auch dasselbe Ergebnis

TABELLE 1.

Intell Quot	37	40	44	47	50	54	57	60	64	67	70	74	77	80	84	87	90	94	97	100	104	107	110	
Anzahl Indiv	3	6	4	12	19	21	34	43	26	39	41	25	9	8	9	5	7	7	6	7	3	2	1	[n = 337]

Quant Wert	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85	90	95	100	105	110	
Anzahl Indiv	3	6	7	9	24	34	40	48	32	25	24	24	21	14	11	5	3	5	2					[n = 337]

bringen; so sieht man z. B. die beiden Kinder unserer Reihe deren Intelligenzquotienten die niedrigsten resp. höchsten Werte repräsentieren (34 u. 116) mit untereinander ganz ähnlichen Papillarmustern ausgerüstet (Valenz 32 u. 37,5); ein anderes Individuum mit ausschliesslich Bogenmustern (Valens 0,5) hat einen Intelligenzquotient von 103, während wieder andere, deren Papillarmuster sehr hohe Werte (90—100) ergeben, auffallend niedrige Intelligensquotienten (40—50) aufweisen.

Und doch bekommt man schon bei der ersten Durchsicht der Papillarmuster des Hilfsschulmaterials den bestimmten Eindruck, dass hier etwas in gewissen Beziehungen eigenartiges vorliegt. Sowohl im einzelnen Muster als auch im gegenseitigen Verhältnis der zehn Finger eines Individuums werden Unregelmässigkeiten hier erheblich öfter angetroffen als bei Normalen. Es bedarf aber einer genauen Analyse des gesamten Materials, um dies wirklich untersuchen und eventuell feststellen zu können.

Das Resultat einer solchen komparativen Analyse der Papillarmuster ist in den fünf Doppelkurven der Fig. 1 vorgenommen.

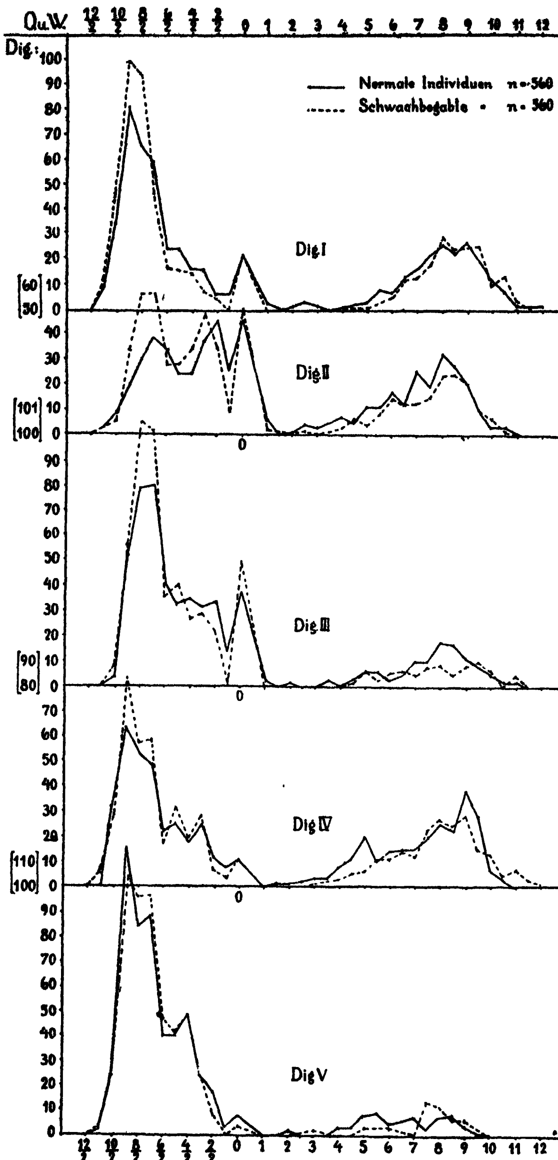


Fig. 1. Variationskurven der quantitativen Werte von Dig. I—V bei 280 normalen und 280 schwachbegabten Individuen. (Vgl. Text).

Sämtliche Finger von je 280 normalen und schwachbegabten Individuen sind ihrem quantitativen Wert gemäss rubriziert[1], und die Kurven auf Grundlage der so erhaltenen Reihen konstruiert worden. Die Papillarmuster von rechten und linken Händen sind in den Kurven zusammen behandelt worden, während zur selben Zeit die Muster je nach der Anwesenheit von einem oder zwei Triradien getrennt worden sind, so dass die Bogenmuster (Wert 0) in der Mitte jeder Kurve, die Schleifen (Wert $\frac{2}{2}$—$\frac{12}{2}$) auf der linken und die Wirbelmuster (Wert 1—12) auf der rechten Seite zu finden sind. Um den Vergleich zu erleichtern, sind die beiden Kurven der normalen und der schwachbegabten Individuen jedesmal auf dieselbe Grundlinie gestellt worden.

Man sieht hier sogleich für die Bogen (0-Werte) eine durchgehende Übereinstimmung zwischen den Papillarmustern beider Individuengruppen, nur für Dig. III zeigt sich bei den

[1] Die Tabellen selbst sollen in einer späteren Arbeit publiziert werden.

Schwachbegabten ein, wahrscheinlich zufälliges Übergewicht von Bogen. — In betreff der Schleifen- u. Wirbelmuster sieht man dagegen bei den Schwachbegabten eine auffallende Verschiebung gegen die grossen Schleifen hin (Werte 3,5—4,5), und zwar teils auf Kosten der grossen Wirbel (Werte 8—9) teils aber auch auf Kosten der kleinen Schleifen und Wirbel. Im grossen ganzen lässt sich sagen, dass in der Gruppe der Schwachbegabten die reinen voll entwickelten Mustertypen (Bogen, Schleifen und Wirbel) relativ häufiger sind als bei Normalen, während hier eine grössere Anzahl Fälle von mehr oder weniger stark unterdrückter Entwicklung der Schleifen und Wirbelmuster vorliegt.

TABELLE 2 a.

Korrelation zw. Papillarwerten d. Finger bei 290 normalen Indiv.

Quant Werte d Finger	Obere Werte 0	2	6	10	Summe
Untere Werte 0	3	84 [65.9%]	43	2 [34.1%]	132
2		22	106 [69.3%]	25	153
6			3	2	5
10					0
Summe	3	106	152	29	290

TABELLE 2 b.

Korrelation zw Papillarwerten d. Finger bei 290 schwachbegabten Indiv

Quant Werte d Finger	Obere Werte 0	2	6	10	Summe
Untere Werte 0	3	69 [54,5%]	56	4 [45,5%]	132
2		31	94 [60,6%]	30	155
6				3	3
10					0
Summe	3	100	150	37	290

Von Interesse ist auch, dass die allergrössten Wirbel (Werte 10—12) bei den Schwachbegabten sehr erheblich häufiger vertreten sind als bei Normalen und zwar, wie Wirbelmuster überhaupt, vor allem auf Dig. I und IV.

Das Resultat dieser ersten statistischen Übersicht erweckt die weitere Frage, wie sich die einzelnen Individuen im betreff der Papillarmuster ihrer zehn Finger verhalten. Schon früher (1924) habe ich konstatieren können, dass zwischen den quantitativen Fingerwerten eines Individuums eine gewisse Korrelation besteht, so dass im allgemeinen sämtliche Muster entweder einen relativ niedrigen oder relativ hohen Wert haben; »the individual values may, therefore, be considered as characteristic of the individual itself, not only as the sum of the varying finger-values» (1924, S. 60). Wird dies Resultat im selben Grad auch für die Schwachbegabten Geltung haben?

In Tab. 2 a—b ist eine Beantwortung dieser Frage durch eine korrelative Analyse der Papillarmuster zweier Gruppen von je 290 normalen und schwachbegabten Individuen versucht worden, indem jedes Individuum nach seinem niedrigsten und höchsten Papillarmusterwerte rubriziert worden ist.

Die absolute Verteilung solcher oberen und unteren Werte auf die in den Tabellen benutzten Wertgruppen (siehe »Summe») ist bei Normalen und Schwachbegabten im Ganzen sehr ähnlich, während ihre Kombination bei den einzelnen Individuen zur selben Zeit interessante Unterschiede zeigt. Unter 132 normalen Individuen, deren unterer Wert 0—2 beträgt, finden sich 87 (65,9 %), deren obere Werte 6 nicht erreichen; unter ebensovielen schwachbegabten ist diese Anzahl auf 72 (54,5 %) erniedrigt. Auch sehen wir bei 153 Normalen mit den unteren Werten 2—6 eine erheblich stärkere Konzentration auch der oberen Werte, von denen nicht weniger als 69,3 % in der Wertgruppe 6—10 liegen, während unter 155 Schwachbegabten mit ähnlichen unteren Werten diese Konzentration der oberen Werte nur 60,6 % ausmacht

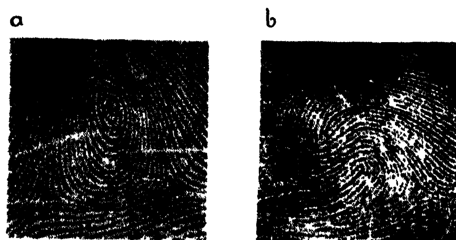


Fig. 2. Typische Wirbel *(a)* und Doppelschleifen *(b)*.

Zum zweiten Mal begegnen wir also hier bei den Schwachbegabten eine weitere Streuung der Papillarmusterwerte. Die einzelnen Finger eines Individuums scheinen nicht in demselben Mass wie bei Normalen dem individuellen Wert untergeordnet zu sein.

Wenden wir uns jetzt von den quantitativen Werten der Papillarmuster zu deren spezieller Ausformung, so werden wir auch hier ganz entsprechende Resultate erhalten. Eine eingehende Analyse dieser Verhältnisse wird in einer späteren Arbeit folgen; jetzt werden wir uns nur mit einigen recht selten auftretenden Unregelmässigkeiten der Muster beschäftigen.

Ich denke hier besonders an die zwei Untergruppen der sogenannten zusammengesetzten Muster (Compositæ) die in der englischen Sprache als »Lateral Pocket Loops» (Lateraltaschen) und als »Accidentals» (Zufällige Mustern) bezeichnet worden sind. — Die Lateraltaschen die aus zwei in einander greifenden Schleifen bestehen, unterscheiden sich dadurch von gewöhnlichen Doppelschleifen, dass die Achsen beider Schleifen mehr oder weniger parallel vom Zentrum hinauslaufen, so

dass beide zusammen auf einer und derselben Seite des rechten Deltas zu finden sind. — Die zufälligen Muster sind durch Unregelmässigkeiten charakterisiert, die besonders im zentralen Teil von Wirbelmustern vorkommen; sie lassen sich in keine der ordinären Mustertypen einordnen. (Fig. 4; vergl. Fig. 2 *a*.)

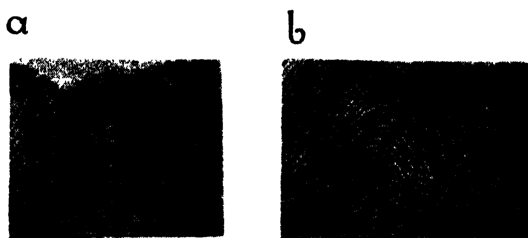


Fig. 3. Zwei »Lateraltaschen».

Das Auftreten dieser beiden an und für sich seltenen Mustergruppen wurde bei im ganzen 317 Normalen sowie bei 633 Schwachbegabten, und endlich auch bei 7 einer polydaktylen Familie angehörigen Individuen untersucht. — Im normalen Material wurden, bei einer ersten Zusammenstellung, die oben besprochenen Muster bei 4,4 % aller Individuen, im Hilfsschulenmaterial bei 5,8 %, vorgefunden. Schon diese erste Übersicht hat mir jedoch gezeigt, dass alle Zwillinge (98 Individuen) für diese Frage als gesonderte Gruppe zu behandeln seien.

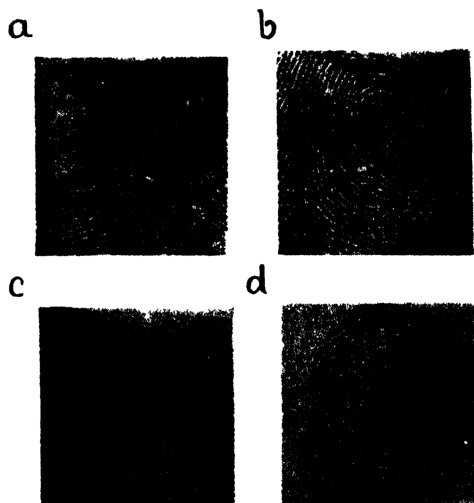


Fig. 4. Vier Beispiele von »Accidentalen».

Die durch eine derartige weitere Analyse gewonnenen Resultate sind in Tab. 3 übersichtlich zusammengestellt worden. Während unter 223 normalen Einzelindividuen die besprochenen Muster nur bei deren 3 (1,3 %) gefunden wurden, sehen wir sie unter den Schwachbegabten bei 5,5 % aller Einzelindividuen zum Vorschein kommen — und bei Zwillingen sogar bei 13,3 %. Es ist dabei von Interesse, dass sowohl zweieiige als eineiige Zwillinge hier in Betracht kommen, sowie dass häufig nur einer der beiden Zwillinge eines Paares unregelmässige Muster zeigt. In der polydaktylen Familie wurden unter 7 Individuen deren 2 mit Unregelmässigkeiten der Papillarmuster gefunden.

Die besprochenen Muster wurden, wie auch schon früher konstatiert, in über der Hälfte aller Fälle (54,8 %) auf Dig. II, in ungefähr

einem Fünftel (21,5 %) auf Dig. I vorgefunden, während die übrigen Finger eine nach der ulnare Seite rasch sinkende Anzahl (13,1 %, 17,1 % u. 3,5 %) aufweisen. Eine Trennung der Normalen von dem Hilfsschulmaterial ergibt jedoch auch hier einen charakteristischen Unterschied zwischen beiden, indem die Konzentration auf Dig. II—I bei Normalen bedeutend stärker ausgesprochen ist als bei den Schwachbegabten (57,1 % u. 28,6 % bei Norm. gegen 53,6 % u. 17,8 % im Hilfssch.-material). Dementsprechend weisen bei den letzteren die übrigen Finger, besonders Dig. III u. IV, eine höhere Anzahl von Unregelmässigkeiten (16,1 %, 8,9 %) auf.

Zum dritten Mal haben wir hier als Charakteristikum der Schwachbegabten eine grössere Streuung konstatieren können, die hier in einer schwächeren Betonung der bei normalen so deutlich hervortretenden

TABELLE 3.

(Norwegen)	Unregelmässigkeiten („Lollasch" u. „Accident") der digitalen Papillarmuster von ca 950 Individuen (Normalen, Schwachbegabten, Zwillingen etc)																																		
Material		Anzahl				Dig I						Dig II						Dig III						Dig IV						Dig V					
		Individuen			L od A	r			l			r			l			r			l			r			l			r			l		
		total	mit L od A abs	mit L od A %	abs	L	A	%	L	A	%	L	A	%	L	A	%	L	A	%	L	A	%	L	A	%	L	A	%	L	A	%	L	A	%
Normal	Einzelind	223	3	1.3	7	1			1				1			3						1													
Normal	Zwill	94	11	13.3	17	3			3			3	1		2	3								1						1					
Hilfschul	Zwill	4	2		5							1			1						1				1			1							
Hilfschul	Einzelind	629	35	5.5	51	3	1		5	1		5	6		6	11		1			1	6		2			1			1			1		
Polydact		7	2		4							1			1	1					1														
Summe	total	957	53	5.5	84	7	1	9.5	9	1	11.9	10	8	21.4	10	18	33.3	1		1.2	3	7	11.9	3	1	4.8	1	1	2.4	2		2.4	1		1.2
Summe						18 (21.3 %)						46 (54.8 %)						11 (13.1 %)						6 (7.1 %)						3 (3.5 %)					
Summe	Norm	317	14	4.4	28	8 (28.6 %)						16 (57.1 %)						2 (7.1 %)						1 (3.6 %)						1 (3.6 %)					
Summe	Hilfsch	633	37	5.8	56	10 (17.8 %)						30 (53.6 %)						9 (16.1 %)						5 (8.9 %)						2 (3.6 %)					

Eigentümlichkeiten jedes der zehn Finger eines Individuums zum Ausdruck kommt. — Bloss im Vorübergehen möchte ich die Aufmerksamkeit auf das in Tab. 3 deutlich hervortretende Übergewicht von unregelmässigen Mustern auf den Fingern linker Hände lenken. Die drei ersten Finger ergeben, statt rechts 9,5 %, 21,4 % u. 1,2 % von allen solchen Fällen, auf der linken Seite überall höhere Prozentzahlen, nämlich 11,9 %, 33,3 % und 11,9 %.

Ohne in dieser Abhandlung die Eigentümlichkeiten der einzelnen Finger oder die natürliche Verbindung der Lateraltaschen und Accidentalen mit anderen, regelmässigen Mustertypen weiter zu studieren, möchte ich nur noch eine letzte Frage erörtern, diejenige nämlich, ob wir schon jetzt den Schlüssel finden können, um einen ursächlichen Zusammenhang zwischen psychischen Eigenschaften und den Papillarmustern der Fingerballen einigermassen ju verstehen.

Die Ursache eines solchen Zusammenhanges musste in erster Reihe

in einer Entwicklungs- oder Hemmungserscheinung des Nervensystems zu suchen sein. — Durch Untersuchung der embryologischen Entwicklung der Papillarmuster von Menschen und Tieren hoffe ich, wie in einer späteren Arbeit auseinandergesetzt werden soll, für eine Beantwortung dieser Frage, jedenfalls von der einen Seite her, die Grundlage zurechtlegen zu können. Ein nervöser Ursprung angeborener psychischer Störungen lässt sich andererseits wohl nicht bezweifeln; der direkte Nachweis eines solchen Ursprungs wäre jedoch den Psychiatern zu überlassen.

Nur ganz andeutungsweise werde ich hier meine vorläufigen Resultate im betreff der Entwicklung der Papillarmuster kurz auseinandersetzen.

Wie schon früher bekannt [1], werden die Papillarlinien bei 3—4 Monaten alten menschlichen Embryonen als Falten der inneren Grenzlinie der Epidermis zuerst wahrgenommen. Auch das für jeden Finger charakteristische Muster wird zu dieser Zeit sogleich fertig, und später unabänderlich, angelegt. Das die Form der Fingerballen für den Typus des Papillarmusters mitbestimmend sei, würde, wie oben erwähnt, schon früher vermutet — eine Vermutung, die jetzt durch die Schnittserien der Finger menschlicher Embryonen vollauf bestätigt zu werden scheint.

Man findet auf dem Stadium der ersten Papillarfaltung auf jedem Finger eine mehr oder weniger deutlich erhabene Stelle, einen annähernd zirkulären Vorsprung oder eine längliche Erhöhung, um welche herum die zentralen Teile des Papillarmusters angelegt werden. Die Epidermisfalten, die überall in die unterliegende Coriumschicht senkrecht hineinsinken, werden (wie die Kurven einer Landkarte) die Konfiguration des Fingerballens genau folgen müssen.

Wir sind durch diese Beobachtung einen Schritt weiter zurück geführt worden, zu der Frage nach der ursächlichen Grundlage der speziellen Form jedes einzelnen Fingerballens. Es würde verfrüht sein, hierüber eine endgültige Meinung auszusprechen; meine Untersuchungen sind auf diesem Punkt kaum über die Anfangsstadien hinaus gekommen. So viel glaube ich jedoch schon jetzt sagen zu dürfen, dass an der Formbestimmung des Fingerballens sowohl äussere als innere Ursachen zusammenwirken.

Als äussere Ursachen, die vielleicht für die allgemein statistischen Verhältnisse der Papillarmuster jedes der zehn Finger verantwortlich

[1] Mit bezug auf Literatur über diese Fragen möchte ich hier nur auf meine frühere (1924) sowie auch auf spätere Arbeiten hinweisen.

sind, möchte ich in erster Reihe die dichte gegenseitige Lage der Finger einer embryonalen Hand, mit den für jeden derselben charakteristischen Druckverhältnissen, erwähnen.

Die inneren Ursachen werden wohl neben vererbten Rassen- oder Familienanlagen, auch mehr direkt mit der Innervation der Epidermis intim verknüpft sein. Auf den in Fig. 5 *a—c* zusammengestellten Schnittbildern von Dig. I eines ca. 3-monatlichen Embryos sehen wir an einer begrenzten Stelle des Fingerballens die erste Anlage des Papillarmusters, in Form einer regen Zellvermehrung in der Keimschicht des Epidermis. Die länglichen Kerne derselben drängen sich so, dass die innere Grenzlinie von Epidermis mehr oder weniger unregelmässig

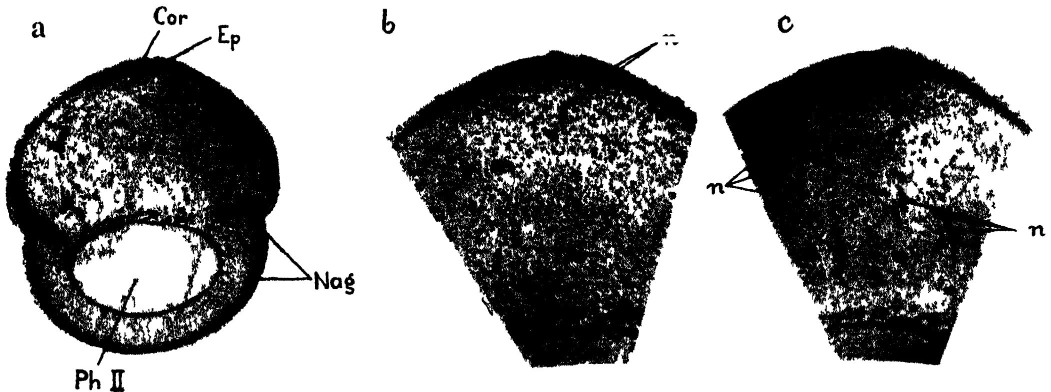


Fig. 5. — *a.* Querschnitt durch Dig. I eines ca. dreimonatlichen menschlichen Embryos, *Cor.* Corium; *Ep.* Epidermis; *Nag.* Nagelanlage; *Ph. II* Skelettanlage des zweiten Fingergliedes. — *b—c* Starker vergrosserte Bilder eines Teiles solcher Querschnitte, *n* Nerven.

wird. Die Epidermis wird dadurch verdickt, zur selben Zeit wie auch im Corium eine rege Zellvermehrung stattfindet; und der Querschnitt des ganzen Fingers zeigt so an dieser Stelle schon einen schwachen Vorsprung, auf dem das Zentrum des spateren Papillarmusters seine Lage haben wird. — Gerade an dieser Stelle sehen wir aber auch die ersten, feinsten Nervenverzweigungen an die Epidermis herantreten (Fig. 5 *b—c*, *n*). Es ist dann wohl auch überwiegend wahrscheinlich, dass gerade diese Innervation die Wucherung der Epidermis bewirkt hat, — dass sie mit anderen Worten für die feinere Ausformung des Fingerballens, und dadurch auch des Papillarmusters die ursächliche Grundlage bildet.

Wenn diese Vermutung richtig ist, dann lässt sich aber auch wohl verstehen, dass eine und dieselbe Störung der Entwicklung des Nerven-

systems auf die Papillarmuster sowohl als auf den psychischen Charakter eines Individuums ihre Wirkung ausüben kann.

Alles was wir mit bezug auf die Papillarmuster der in dieser Arbeit behandelten Schwachbegabten gefunden haben, passt in das hier gezeichnete Bild sehr wohl hinein. Das Fehlen der Übergangsformen zwischen den reinen Mustertypen, die wieder mit der grösseren Selbständigkeit der Musterbildung auf den zehn Fingern eines Individuums in nächsten Zusammenhang steht, — dies würde in einer Hemmung der regulierenden Wirksamkeit des individuellen Nervensystems eine Erklärung finden. So auch in betreff der Unregelmässigkeiten (Lateraltaschen und Akzidentalen) der einzelnen Muster. Wenn die erste Innervation, und daher auch die erste Wucherung der Epidermiskeimschicht, unregelmässig verläuft, müssen die zentralen Teile der Papillarmuster auch in entsprechender Weise abgeändert werden. Es wird daher wohl mehr als ein Zufall sein, wenn im Hilfsschulmaterial die Prozentanzahl der Träger solcher Unregelmässigkeiten den normalen gegenüber erhöht erscheint. Auch die Tatsache wird leicht verständlich sein, dass der Intelligenzquotient der Träger von unregelmässigen Mustern im grossen ganzen recht niedrig ist (um 60 herum) sowie das einzelne von ihnen sogar als sehr wenig begabt (I. Qv. unter 30—45) oder als Psychopathen, andere wieder als defekte Individuen bezeichnet worden sind.

Nur die auffallende Erhöhung der Prozentzahlen von Unregelmässigkeiten bei Zwillingen verlangt eine weitere Erklärung. Die oben erwähnte Tatsache, dass sowohl ein- als zweieiige Zwillinge sowie dass oft nur das eine Individuum eines Zwillingpaares hier in Betracht kommen, legt die Vermutung nahe, dass hier neben primären inneren Ursachen auch sekundär wirkende äussere tätig gewesen sind. Ich erwähne hier för eineiige Zwillinge die veränderten Symmetrieverhältnisse, und für Zwillingsembryonen überhaupt die veränderten äusseren Druckverhältnisse. — Diese Frage bedarf jedoch noch eine eingehende Analyse an einem erheblich reicherem Material.

Die im obigen kurz skizzierten Resultate sind wohl an und für sich weder umfassend oder tiefgehend genug. um als endgültig betrachtet zu werden. Sie geben aber einen interessanten Einblick in das Gebiet eines tiefreichenden inneren Zusammenhangs zwischen den körperlichen und psychischen Entwicklungsvorgängen der Organismen, — ein Gebiet das daher auch in hohen Masse eine weitere Ausforschung verdient.

ZITIERTE LITERATUR.

1. D'ABUNDO. 1891. Contr. all stud. delle impronte digitali. Arch. di. Psichiatr. Pisa.
2. BONNEVIE, K. 1923. Zur Analyse der Vererbungsfaktoren der Papillarmuster. Hereditas Bd. IV.
3. — 1924. Studies on Papillary Patterns of Human Fingers. Journ. of Gen. XV.
4. CEVIDALLI, A. 1906. Sulle linee papillari delle dita della mano. Atti della Soc. Nat. e Mat. di Modena. Ser. IV. Vol. VIII.
5. — 1908. Nuove ricerche per lo studio antropologico della mano. P. I. Le linee papillari delle dita. Arch. di Biol. norm. e patol.
6. FÉRÉ, CH. 1905. Les Empreintes digitales dans plusieurs groupes de psychopathes. Journ. de l'Anat. et de la Phys. T. 41.
7. — 1906. La précision du mouvement sous l'influence des excitations C. R. Soc. Biol. T. 60.
8. FORGEOT, R. 1892. Des lignes papillaires et des empreintes au double point de vue medicolégal et ethnogr. Bull. Soc. d'Anthrop. de Lyon T. 11.
9. — 1893. Anatomie des Lignes papillaires. Ibid. T. 12.
10. POLL, H. 1921—1922. Daktylogramme bei Geisteskranken. Zentr. f. d. ges. Neurol. u. Psych. Bd. XXVII u. XXIX.

SOMATISCHE AUFSPALTUNG BEI EINER GERSTENKREUZUNG

VON *S. IKENO*
TOKYO

BISHER liegen in der Literatur eine Anzahl von Versuchsresultaten vor, die auf das Vorkommen einer Aufspaltung im somatischen Gewebe hinweisen. Bekanntlich hat besonders der englische Genetiker BATESON (vgl. z. B. 1917) sich auf Grund von überzeugenden Beispielen für diese Art von Aufspaltung ausgesprochen. Freilich konnte man bisher noch keinen zytologischen Vorgang beobachten, der ihr zu Grunde liegt; wenn man aber den gegenwärtigen Stand der Wissenschaft in Betracht zieht, wird es kaum zu erwarten sein, dass alle experimentell wahrzunehmenden Tatsachen ausnahmslos zytologisch erklärt werden können.

Die in der vorliegenden, vorläufigen Mitteilung beschriebenen Erscheinungen können, wie ich glaube, am besten durch die Annahme einer somatischen Aufspaltung erklären werden.

1922 wurde eine Kreuzung von zwei Gerstensippen ausgeführt. Die eine, die *Berlin* genannt wird, gehört zum zweizeiligen Typus (s. Fig. 1), während die andere eine Mittelgerste *(intermedium)* ist. Wie ich schon anderenorts ausführlich erörtert habe, ist in unsrem Botanischen Garten zu Komaba, Tôkyô eine neue Sippe von Mittelgerste aus der Kreuzung von zwei sechszeiligen Sippen, *Nogenasi* und *Kinukawa* entstanden (IKENO, 1925). Dieser Mutant, der sich besonders dadurch auszeichnet, dass eine mehr oder minder grosse Anzahl von Seitenährchen unfruchtbar sind, wird noch in unsrem Garten kultiviert und ist hinsichtlich seiner Hauptmerkmale völlig konstant (s. Fig. 2).

Die Kreuzung dieser Mittelgerste × *Berlin* gab in F_1 sieben Individuen, von denen jedes aus einer mehr oder minder grossen Anzahl von Schösslingen besteht. Bei fünf Individuen sind alle sie zusammensetzenden Schösslinge ausnahmslos durch den Besitz zweizeiliger Ähren ausgezeichnet, sodass dabei das Merkmal »zweizeilig» über »*intermedium*» dominiert (*a*). Bei den zwei übrigen ist das Verhältnis etwas anders: bei jedem derselben sind die Ähren teils zweizeilig, teils *inter-*

medium, sodass wir dabei eine Mischung dieser Sorten Ähren vor uns haben (β).

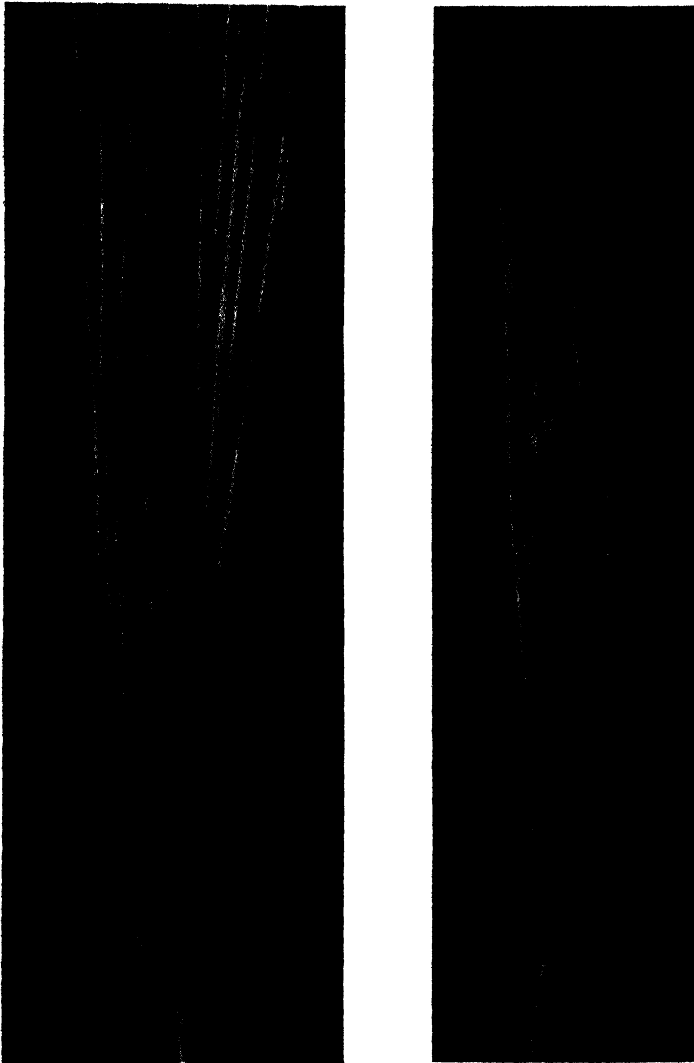


Fig. 1. *Berlin*. Zweizeilig. — Fig. 2. *Intermedium*. Unter den grannenlosen Seitenährchen mehr als 10 schmale am unteren Teile der Ähre unfruchtbar.

Zunächst werden wir das Verhalten der β-Individuen aufzuklären versuchen. Meiner Ansicht nach scheint es keine bessere Art der Deutung für die bei den letzteren beobachteten eigentümlichen Erscheinung

zu geben, als die, welche sich auf der Annahme einer somatischen Aufspaltung gründet. Wenn man z. B. vorläufig zwei Genen *A* und *B* für diese zwei Merkmale, zweizeilig bzw. *intermedium*, annimmt, so muss jede somatische Zelle der F_1-Zygoten beide *A*- und *B*-Genen erhalten. Gewöhnlich erfolgt bis zur Zeit der Gametenbildung keine Sonderung dieser zwei Genen. Bei jedem von den zwei β-Individuen, wobei die

TABELLE 1.

P (zweizeilig)	Nachkommen		Summe
	zweizeilig	*intermedium*	
Ähre Nr. 1	2	0	2
» » 2	17	3	20
» » 3	22	0	22
Summe	41	3	44

TABELLE 2.

P (*intermedium*)	Nachkommen		Summe
	zweizeilig	*intermedium*	
Ähre Nr. 1	0	14	14
» » 2	0	19	19
» » 3	1 [1]	16	17
» » 4	0	23	23
» » 5	0	29	29
Summe	1	101	102

Schösslinge teils zweizeilig, teils *intermedium* sind, werden wir jedoch zur Auffassung geführt, dass *die Aufspaltung dieser zwei Genen schon im somatischen Gewebe der jungen F_1-Zygoten vorkommt, und zwar bevor noch die Schösslinganlagen zur Differenzierung kommen werden,* sodass nachdem die letzteren definitiv ausgebildet sind, einige derselben das Gen *A*, die anderen *B*, und die restlichen sowohl *A* und *B* erhalten müssen. Die *AA*- und *AB*-Schösslinge sind phänotypisch gleich, d. h.

[1] Wie diese einzige zweizeilige Zygote entstanden ist, ist noch keineswegs klar. Mir erscheint es jedoch nicht unwahrscheinlich dass sie durch eine im somatischen Gewebe erfolgte Allelomorphenmutation (rezessiv→dominant) entstanden ist. Unten wird diese Zygote, die nur zufälligerweise produziert worden ist, vorläufig vernachlässigt werden.

zweizeilig, weil zweizeilig über *intermedium* vollständig dominiert, während die *BB intermedium* sind, was zur Produktion der Individuen mit beiden Sorten Ähren führt.

Die Untersuchung der F_2-Generation bestätigt das oben Gesagte. Unten werde ich das Verhalten einer der zwei oben angeführten β-Individuen erläutern. Die Körner von 3 zweizeiligen und 5 *intermedium*-Ähren wurden ausgesät, wobei die Resultate in Tab. 1 und 2 erhalten wurden.

Wie man aus diesen zwei Tabellen ersehen kann, sind die Nachkommen von zweizeiligen Ähren teils homo-, teils heterozygotisch, während die von *intermedium* sich konstant verhalten.

Man sieht also, dass wir hier in F_2 wirklich zwei Arten Homozygoten und eine Art Heterozygoten (d. h. *AA, BB* und *AB*) beobachten können, was im Falle der vollständigen Dominanz eines Allelomorphen über den korrespondierenden anderen gewöhnlich erst in F_3 möglich ist. Beim in Rede stehenden Falle tritt die Aufspaltung (somatische) in F_1 vor der Gametenbildung ein, und dementsprechend kann man schon in F_2 das Verhalten der Genen erkennen das normalerweise erst in F_3 sichtbar wird.

Gehen wir nun zur Auseinandersetzung des Verhaltens der α-Individuen über, das nicht weniger eigentümlich ist als das der β-Individuen. Wie schon angedeutet, stimmen alle fünf α-Individuen darin überein, dass sie in F_1 ausschliesslich aus zweizeiligen Schösslingen zusammengesetzt sind. Das Verhalten der F_2-Generation ist in der Tabelle 3 ersichtlich:

TABELLE 3.

F_1-Generation	F_2-Nachkommen		Summe
	Schösslinge zweizeilig	Schösslinge teils zweizeilig, teils *intermedium*	
Ähre Nr. 1	11	1 (*int.* 10 + zweiz. 2)[1]	12
» » 2	14	1 (*int.* 1 + zweiz. 21)	15
» » 3	14	1 (*int.* 3 + zweiz. 2)	15
» » 4	12	1 (*int.* 3 + zweiz. 2)	13
» » 5	15	1 (*int.* 5 + zweiz. 7)	16
Summe	66	5	71

[1] *int.* = *intermedium*, zweiz. = zweizeilig. *int.* 10 + zweiz. 2 bedeutet, dass das betreffende Individuum aus 10 *intermedium* und 2 zweizeiligen Schösslingen zusammengesetzt ist.

Wie man aus dieser Tabelle ersieht, bestehen die F_2-Individuen aus zwei Arten Zygoten, d. h. 1. jenen, deren Schösslinge alle ausnahmslos zweizeilige Ähren tragen und 2. jenen, bei denen sie teils zweizeilige, teils *intermedium*-Ähren tragen.

Das ganze Verhalten der α-Individuen in F_2 stimmt somit völlig mit dem der β-Individuen in F_1 überein, da, wie wir oben gesehen haben, die letzteren teils aus zweizeiligen Schösslingen, teils aus der Mischung von zweizeiligen und *intermedium* bestehen. Mit anderen Worten, das in Frage stehende Verhalten ist bei α- und β-Individuen völlig gleich, nur bei α beobachtet man es um eine Generation später.

Wenn man dieses gleichartige Verhalten von α- und β-Individuen auf die gleiche Ursache zurückführen will, kann man es wie folgt auffassen. Alle Zellen der jungen F_2-Individuen sind nämlich heterozygotisch und genotypisch als AB zu deuten. Bevor noch die Differenzierung der Schösslinganlagen erfolgt, tritt im somatischen Gewebe jedes Individuums die Genenaufspaltung ein, ebenso wie bei den β-Individuen in F_1, sodass einige Schösslinge A, einige anderer B, die restlichen A und B bekommen, weshalb bei gewissen Individuen beide Sorten Schösslinge gemischt vorkommen können.

Das oben Gesagte ist natürlich ganz hypothetisch und bedarf des experimentellen Beweises. Da ich jedoch vorläufig keine bessere Art der Deutung kenne, habe ich gewagt, sie hier zu erwähnen. Ich habe eben die Annahme gemacht, dass alle Zellen der jungen F_2-Individuen heterozygotisch sind; wie ein solcher Zustand zustande gekommen ist, ist schwer zu verstehen. Man kann natürlich verschiedene Annahmen machen; es dürfte jedoch vielleicht dadurch verursacht werden, dass bei den F_2-Zygoten die heterotypische Kernteilung ausbleibt, wie man, wenn auch selten, bei der anormalen Kernteilung gewisser Gewächse wahrgenommen hat (vgl. z. B. TISCHLER, 1921—22, S. 447 ff.). Trifft diese Annahme zu, kann man sagen: die Genenaufspaltung, die gewöhnlich während der Reduktionsteilung der F_1-Zygoten stattfindet, wird bis zu einem gewissen Entwicklungsstadium der F_2-Zygoten verzögert, um dann durch eine somatische Aufspaltung ersetzt zu werden.

Zur möglichst einwandfreien Aufklärung aller in dieser Mitteilung angeführten Erscheinungen werde ich natürlich weitere Versuche ausführen. Ausserdem habe ich die in Rede stehende Kreuzung in diesem Jahre wiederholt, um zu erfahren ob die oben besprochenen Vorgänge regelmässig oder nur zufällig vorkommen. Eventuelle Resultate hoffe ich später veröffentlichen zu können.

Tokyo, den 28. Mai, 1926.

ZITIERTE LITERATUR.

1. BATESON, W. 1917. Root-Cuttings, Chimæras, and »Sports». Journ. Genetics VI, S. 75 ff.
2. IKENO, S. 1925. Studien über die mutative Entstehung eines »*intermedium*»-Typus bei Gerste. Zeitschr. f. ind. Abstamm.- u. Vererb.-lehre XXXVII, S. 210 ff.
3. TISCHLER, G. 1921—22. Allgemeine Pflanzenkaryologie (Handb. d. Pflanzenanatomie, Bd. 2). Berlin.

DIE SAMENFARBEN IN KREUZUNGEN VON PHASEOLUS VULGARIS × MULTIFLORUS

VON *KLAAS TJEBBES*
VEREDLUNGSINSTITUT DER SCHWEDISCHEN ZUCKERFABRIKEN, HILLESHÖG BEI LANDSKRONA

ÜBER den Habitus einiger F_1-Generationen der Kreuzung *Phaseolus vulgaris* × *multiflorus* habe ich früher eine kurze Mitteilung publiziert (TJEBBES 1921). Die dabei aufgetretenen Riesen- und Zwergformen in weiteren Generationen zu verfolgen, ist mir nie gelungen. Die Kreuzlinge sind ja, wie es schon MENDEL beschrieben hat, in hohem Grade steril, und besonders die Riesenformen, obgleich sie eine erstaunliche Fülle von Blumen hervorbrachten, haben bei mir niemals Samen geliefert. Ich habe nur von einer Serie der Kreuzung Chevrier × rotblühende Prunkbohne und von einer Serie Braune Buschbohne × rotblühende Prunkbohne Nachkommenschaft erhalten; ausserdem noch zwei Pflanzen aus Chevrier × weissblühende Prunkbohne. In allen drei Fällen war die Mutterpflanze ein Zwerg. Gerade in diesen Serien haben aber die Zwergformen ziemlich normale Dimensionen. Die hier etwa 10 Meter hoch wachsenden Riesen waren sämtlich ganz steril.

Das Material der hier in Betracht kommenden Kreuzungen besteht aus derselben Rasse von rotblühenden Prunkbohnen, welche ich für die Kreuzungen mit weissblühenden Prunkbohnen (TJEBBES 1925) verwendet habe, weiter aus der ebenda genannten weissblühenden Rasse Langschotige Weisse. Die grünsamige Buschbohne Chevrier war eine reine Linie aus einer von der Firma VILMORIN erhaltenen Handelsware, und die braune Buschbohne war eine von Professor W. JOHANNSEN erhaltene reine Linie, die im Folgenden mit J. Y. angedeutet wird.

Die rotblühende Prunkbohnenrasse wird als R. Pr. bezeichnet, die weissblühende als W. Pr., die Chevrierlinie als Ch.

Kreuzung J. Y. × *R. Pr.* — Die 23 F_1-Pflanzen aus der Kreuzung J. Y. × R. Pr. waren alle weiblich-steril mit Ausnahme einer Zwergpflanze, 30—44, welche 29 gute Samen ergab nach Bestäubung mit dem Pollen einer anderen F_1-Pflanze von der selben Grössenklasse, 30—37. Beide waren ungefähr 1,25 Meter hoch, rotblühend und ziemlich normal; nur waren die Blätter dick, lederartig.

Die 29 Samen waren alle kleiner als gewöhnliche *multiflorus*-Samen, z. T. mehr ründlich, und unregelmässig von Form und Grösse. Die Samenschale war sehr dunkel purpurrot mit ausgedehnter, intensiv schwarzer Zeichnung. In dieser Beziehung waren sie alle ganz gleich. Sie ergaben im folgenden Jahre 28 Pflanzen; nur 20 davon blühten, und nur 8 ergaben Samen. Die Samenschale war bei den Samen dieser 8 F_2-Pflanzen verschieden gefärbt. (Siehe Tabelle 1.)

TABELLE 1. *Kreuzung J. Y. × R. Pr. Farben der Samenschale in der* F_2.

Nummer	Farbe der Samenschale	Anzahl der Samen	
		Freie Bestäubung	Selbstbestäubung
36—6	Schwarze Zeichnung auf graugelbem Grund	4	0
36—9	wie 36—6	2	0
36—12	weiss	98	1 [1]
36—15	Schwarze Zeichnung auf purpurnem Grund, wie F_1	113	53
36—16	wie 36—15	73	6
36—17	» »	14	8
36—19	weiss	80	8 [1]
36—20	wie 36—15	7	0

Die Samen von 36—6, 36—9 und 36—20 keimten nicht.

Von den zahlreichen Samen von 36—12 und 36—19 wurden die aus Selbstbestäubung und aus den reziproken Kreuzungen erhaltenen Samen ausgesäht, nebst 30 von den aus freier Bestäubung hervorgegangenen. Alle keimten; die 59 Pflanzen ergaben nur weisse Samen.

Die 53 aus Selbstbestäubung entstandenen Samen von 36—15 wurden zum Teil in 1923, zum anderen Teil in 1924 gesäht. Sie ergaben 53 lebende Pflanzen, davon aber nur 13 Samen trugen.

Die 6 Selbstbestäubungssamen von 36—16 ergaben 6 Pflanzen, 2 davon lieferten Samen.

Aus den 8 Selbstbestäubungssamen von 36—17 wuchsen 8 Pflanzen auf, davon nur eine mit Samen.

Die übrigen, aus freier Bestäubung hervorgegangenen Samen der letztgenannten drei fertilen Pflanzen wurden nicht ausgesäht.

[1] Ausserdem noch resp. 5 und 15 Samen aus den reziproken Kreuzungen 36—12 × —19 und 36—19 × —12.

Die Farben der Samenschale bei den Nachkommen aus Selbstbestäubung von den drei fertilen F_2-Pflanzen sind in Tabelle 2 zusammengestellt worden. Die Samenfarbe der Mutterpflanzen ist nicht angegeben, sie war für alle drei dieselbe, nämlich schwarze Zeichnung auf purpurnem Grund; diese Farbe ist der Einfachheit halber mit »gefleckt» bezeichnet worden; sie variiert etwas in Intensität der Purpurfarbe und in der Ausdehnung der schwarzen Zeichnung. Die F_3-Generation blühte frei ab.

TABELLE 2. *Kreuzung J. Y. × R. Pr. Farben der Samenschale in der F_3.*

Nummer der Mutterpflanze	Nummer der F_3-Pflanze	Farbe der Samenschale	Anzahl der Samen
36—15	46—3	dunkelbraun	12
»	46—4	gefleckt	53
»	46—5	dunkelbraun	40
»	46—12	weiss	9
»	46—14	gefleckt	29
»	58—4	»	101
»	58—10	hellbraun	68
»	58—25	gemsfarben mit braunen Nabelring	18
»	58—30	dunkelbraun	5
»	58—32	»	39
»	58—33	gefleckt	27
»	58—35	»	95
»	58—39	»	70
36—16	47—2	»	58
»	47—6	dunkelbraun	22
36—17	48—8	schwarz	18

Die offenbare Untauglichkeit dieser Pflanzen für genetische Versuche lässt uns kaum zu, Schlüsse auf die faktorielle Zusammensetzung zu ziehen. Insbesondere muss bedauert werden, dass die ganze Gruppe mit schwarzer Zeichnung auf graugelbem Grund nicht auch nur die geringste Nachkommenschaft gegeben hat. Auch ist diese Farbe nicht bei den Nachkommen der andersgefärbten Nummern aufgetreten.

Von den in der wichtigsten Linie, 36—15, auftretenden Farben finden wir die »Wildfarbe», gefleckt, sechs Mal gegenüber allen anderen Farben (ohne Zeichnung) zusammen 7 Mal, nämlich: 1 weiss, 1 gemsfarben, 1 hellbraun, 4 dunkelbraun. In den beiden anderen Linien treten dieselben Farben auch auf, ausserdem noch ganz schwarz.

Was nun die Faktoren betrifft so wissen wir, dass die R. Pr. einen

Grundfaktor für Pigmentbildung besitzt, den ich P nenne, und dazu die Allelomorphen-Serie $A_d > A_u > a$ (TJEBBES 1925). Die gebrauchte braune Buschbohne hat, abgesehen vom Grundfaktor für Pigment, nach KOOIMAN's Untersuchungen (1920) wenigstens die Faktoren B und C. B allein bewirkt gelbe Farbe ohne Nabelring, C auch, aber mit braunem Nabelring. B und C zusammen bedingen die harte gelbbraune Farbe der braunen Bohnen. B ist noch dadurch gekennzeichnet, dass die Bb-Heterozygoten immer gescheckt sind.

Wie nun diese Faktoren in unserem Material zusammenspielen, ist aus den lückenhaften Versuchsergebnissen nicht abzuleiten. Es kommt mir wahrscheinlich vor, das der Grundfaktor in den beiden Elternsorten nicht derselbe ist; wenn das der Fall wäre, könnte man in einer Kreuzung, wo nicht weniger als drei Pigmentintensivierungsfaktoren wirksam sind, kaum eine so verhältnismässig grosse Zahl von weisssamigen Pflanzen in der F_2 erwarten, wie hier der Fall ist (25 %). Dieses und auch der Umstand, dass in der F_3 Hellbraun und Gemsfarbe vorkommen, deutet daraufhin, dass die beiden Sorten keine gemeinschaftliche Farbenfaktoren haben. Die verschiedenen Farben in F_2 und F_3 entstehen durch »Addierung» der beiden Farbenreihen. Es ist aber denkbar, dass der heterozygotische B-Faktor Schuld ist an der in 36—6 und 36—9 auftretenden gefleckten Kombination. In den hellbraunen, gemsfarbenen und dunkelbraunen Bohnen ohne Zeichnung haben wir offenbar Beispiele von Individuen ohne A. Die Farbe von 47—6, darin deutlich Purpurfarbe zu erkennen war, ist m. E. eine Andeutung einer Einwirkung der B- oder C-Intensivierungsfaktoren von *vulgaris* auf den Pigmentgrundfaktor von *multiflorus*.

Kreuzung Ch. $\times$ W. Pr. — Diese Kreuzung gab neben vier gänzlich sterilen F_1-Pflanzen zwei, welche zwar selbststeril waren, aber bei freier Bestäubung Samen ansetzten. Es waren die Nummern 28—3 und 28—6; sie wurden, etwas spät in der Blütezeit, miteinander gekreuzt, wodurch ich auf 28—3 zwei gute Samen erhielt. Alle diese Samen hatten eine ungefleckte Samenschale, von einer grau-rötlichen Farbe, welche beim Liegen dunkelrotbraun wurde. Es war ganz dieselbe Farbe, wie ich sie weiter unten in der Kreuzung Ch. $\times$ R. Pr. besprechen werde.

Die zwei Samen aus der Kreuzung der beiden fertilen F_1-Pflanzen keimten zwar, aber die Pflanzen gingen vor der Blüte zu Grunde. Sie waren sehr schwach, klein, und mit ganz abnormen, dicken, zerbrechlichen Blättern ausgestattet. Die frei entstandenen Samen wurden nicht gesäht.

Diese Kreuzung lehrt uns nur, dass in der Chevrierbohne ein Pigmentintensivierungsfaktor anwesend ist, der mit dem Grundfaktor für Pigment bei *multiflorus*, *P*, der sich bekanntlich auch in den weissen Prunkbohnen findet, zu reagieren im Stande ist.

Kreuzung Ch. × *R. Pr.* — Diese Kreuzung wurde in einigen Serien vorgenommen, aber nur in einer davon kamen fertile Pflanzen vor. Sie bestand aus 19 F_1-Pflanzen, davon 8 Samen trugen und die übrigen weder mit eigenem noch mit fremdem Pollen Samen ansetzten. Es gelang, von allen diesen 8 Pflanzen durch Selbstbestäubung oder durch Kreuzung mit einer ebenso grossen anderen dieser 8 (die einander, abgesehen von unbedeutenden Grössenverschiedenheiten, völlich gleich waren) Samen zu erhalten.

Alle Samen der F_1-Pflanzen waren einander, was die Farbe betraf, gleich. Die Farbe der Samenschale war wie die der Vatersorte, schwarze Zeichnung auf purpurnem Grund, nur dass die Grundfarbe bedeutend dunkler war. Die Grösse und Form der Samen waren sehr verschieden.

Im folgenden Jahre wurden die Samen aus Selbstbestäubung oder mutueller Kreuzung dieser 8 Pflanzen, zusammen 83 Samen, ausgesäht. Es gab deshalb acht Serien (Linien) von F_2-Pflanzen, zusammen 82 Pflanzen. 33 von diesen waren fertil und ergaben Samen, deren Samenschalen die in Tabelle 3 verzeichneten Farben besassen.

Es stellt sich heraus, dass nur die Farben schwarz, braun, weiss und purpur mit schwarzer Zeichnung auftreten. Das Braun ist ein rötliches Grau bei den eben ausgereiften Samen, wird beim Liegen tief rotbraun, und ist dieselbe Farbe, welche oben bei der Kreuzung Ch. × W. Pr. signaliert wurde. Wie oben werde ich die »Wildfarbe», schwarze Zeichnung auf purpurnem Grund, im Folgenden mit »gefleckt» bezeichnen.

Wenn man alle F_2-Pflanzen zusammenrechnet, ist das Verhältnis: 17 gefleckt, 4 schwarz, 3 braun, 9 weiss. Die zwei etwas grösseren Familien 31—75 und 31—90 ergeben resp. 6 gefleckt, 1 braun, 3 weiss, und 5 gefleckt, 1 schwarz, 1 braun, 3 weiss.

Bei der ersten Bearbeitung dieser Resultate schlug ich Schwarz und Braun zusammen. Dann entsteht das Verhältnis 17 : 7 : 9, das dem bekannten 9 : 3 : 4 sehr ähnelt; und weil auch die wichtige Familie 31—90, davon sämtliche 10 Mitglieder fertil waren, ein Zahlenverhältnis aufweist, das von dem 9 : 3 :4-Schema nicht allzusehr abweicht, (5 : 2 : 3), glaubte ich, trotz der Lückenhaftigkeit des Materials, auf eine einfache bifaktorielle Spaltung schliessen zu dürfen. Eine nähere

TABELLE 3. *Kreuzung Ch.* × *R. Pr. Farben der Samenschale in der* F_2.

Nummer der F_1-Mutterpflanze (Farbe: gefleckt)	Nummer der F_2-Pflanze	Farbe der Samenschale
31—75	38—5	gefleckt
»	38—7	weiss
»	38—22	gefleckt
»	38—27	weiss
»	38—28	gefleckt
»	38—37	braun
»	38—41	weiss
»	38—42	gefleckt
»	38—45	gefleckt
»	38—46	gefleckt
31—79	39—7	schwarz
»	39—9	weiss
»	39—10	gefleckt
31—81	40—7	gefleckt
31—82	41—4	gefleckt
31—89	42—8	weiss
31—90	43—1	gefleckt
»	43—2	weiss
»	43—3	gefleckt
»	43—4	gefleckt
»	43—5	weiss
»	43—6	gefleckt
»	43—7	braun
»	43—8	schwarz
»	43—9	weiss
»	43—10	gefleckt
31—92	44—9	weiss
»	44—10	gefleckt
»	44—11	schwarz
31—93	45—2	braun
»	45—3	gefleckt
»	45—5	gefleckt
»	45—7	schwarz

Betrachtung der Möglichkeiten und der schon bekannten Tatsachen zwingt uns aber, wenigstens drei Faktoren anzunehmen.

Wir kennen zuerst die dreigliedrige Allelomorphenserie $A_d > A_u > a$ für den Unterschied zwischen gefleckt und weiss bei den Prunkbohnen, und den Grundfaktor für Pigment bei Prunkbohnen, den ich P nenne.

Die beiden Phänotypen dunkelgefleckt und abgestuft-gefleckt kamen auch in diesem Material vor, und verhielten sich, mutatis mutandis, hier in ganz derselben Weise wie in den Kreuzungen von W. Pr. mit R. Pr. (TJEBBES 1925). Ich gehe daher auf diese Sache hier nicht näher ein und bezeichne den Unterschied zwischen gefleckt und weiss einfach mit *A* und *a*.

Die grüne Chevrierbohne besitzt, wie oben schon angegeben, offenbar einen Pigmentintensivierungsfaktor, den ich mit *I* bezeichnen will. Er ist in Ch. unwirksam, weil dort kein Grundfaktor für Pigmentbildung vorkommt. Mit *P* zusammen ruft er aber die oben beschriebene rotgraue, später in rotbraun übergehende Färbung hervor, die in der Tabelle mit braun angegeben worden ist.

Ausser *A* und *I* spielt deshalb in dieser Kreuzung *P* eine Rolle und es ist, abgesehen von allen anderen Faktoren, der eine Elter *AiP*, der andere *aIp* gewesen. Die F_1 ist *AaIiPp* und dunkelpurpur mit schwarzer Zeichnung. *I* äussert sich hierin nicht, oder vielleicht schwach; es ist ja möglich, dass die bedeutend dunklere Grundfarbe der F_1-Samenhaut durch das heterozygotische *Ii* bedingt wird.

Ist diese Faktorenhypothese richtig, dann bekommen wir in der F_2:

weiss überall, wo *P* fehlt: auch wo *P* da ist, aber keine Intensivierungsfaktoren vorkommen (*aaii*); zusammen in 19 Fällen von den 64;

schwarz da, wo neben *P* auch *A* vorhanden ist, zusammen mit homozygotischem *II*, das will sagen in 9 von 64 Fällen;

braun dagegen entsteht, wo neben *P* auch *I* wirkt, aber nur bei Homozygotie vom kleinen *aa*. Macht auch 9 von 64 Fällen;

gefleckt wird der Phänotypus in den übrigen 27 Fällen von den 64.

Die Erwartung ist für	gefleckt	schwarz	braun	weiss
Auf 64 Pflanzen:	27	9	9	19
Gefunden wurde:	17 (5)	4 (1)	3 (1)	9 (3)
Umgerechnet in %, erwartet:	42	14	14	30
» » », gefunden:	51 (50)	12 (10)	10 (10)	37 (30)

(Zahlen in Klammern: die Linie 31—90 für sich).

Die Übereinstimmung der gefundenen und der erwarteten Verhältniszahlen ist sehr gut, zumal wenn man bedenkt, dass die Pflanzen mit gefleckten Samen, wie aus allen Tabellen hervorgeht, eine bedeutend höhere Lebenstüchtigkeit besitzen als die mit schwarzen, braunen u. s. w., so dass die Zahl der Pflanzen, welche ohne Samen zu geben ausgefallen sind, bei den Schwarzen und Braunen verhältnismässig grösser gewesen sein muss als bei den Gefleckten.

Die F_2-Pflanzen erwiesen sich, mit 3 Ausnahmen, als selbststeril.

Ich hatte dies erwartet und deshalb eine grosse Zahl von Kreuzungen zwischen den F_2-Pflanzen vorgenommen. Als diese Kreuzungen ausgeführt wurden, war es natürlich noch nicht zu sehen, welche Samenfarbe die Eltern hatten. Erst nach der Ernte konnten die gemachten Kreuzungen geordnet werden. Um nicht ganz ungeheure Arbeit zu tun, beschränkte ich mich dazu, in der Linie 31—90 nur die 5 Nummern 43—4 bis 43—8 als Vaterpflanzen zu verwenden. Bei den übrigen Linien wurden die 3 Nummern aus der Linie 31—79 (39—7, 39—9, 39—10) zu diesem Zweck gewählt. Jede F_2-Pflanze wurde also mit Pollen von 5 resp. 3 anderen F_2-Pflanzen und ausserdem mit eigenem Pollen bestäubt. Es entstanden eine ziemlich grosse Menge von Samen; von den Vaterpflanzen war nur eine steril (43—7); glücklicherweise nur im Pollen, denn als Mutterpflanze gab sie Samen.

Von den erhaltenen Samen wurden im folgenden Jahre diejenige gesäht, deren Vaterpflanze auch Samen geliefert hatte; die entstandene Generation, welche ich der Kürze halber F_3 nenne, ist in Tabelle 4 beschrieben. Die Nummern der Elternpflanzen und deren Samenfarbe sind dabei jedesmal angegeben worden.

Die Resultate dieser F_3-Generation, ohne einen direkten Beleg für meine Faktorenhypothese zu liefern, sind nirgends mit derselben in Widerspruch. Schwarz × Schwarz gibt z. B. kein Gefleckt (die Schwarzen sind ja immer *II*).

Von einigen Nummern kann aus den Versuchsergebnissen die faktorielle Formel abgeleitet werden. Braun × Schwarz (43—7 × 43—8) gab alle vier Farben; da Braun immer *aa* ist, muss der schwarze Vater (der mit eigenem Pollen bestäubt Braun gab, und deshalb nur *AaIIPP* oder *AaIIPp* sein kann) sicher *AaIIPp* sein, denn sonst wäre kein Weiss in der Nachkommenschaft möglich. Aus demselben Grunde ist 43—7 entweder *aaIIPp* oder *aaIiPp*.

Der schwarze 43—8, der die Formel *AaIIPp* hat, gab mit 43—2, (weiss), Schwarz, Braun und Weiss. Um Schwarz geben zu können, muss 43—2 jedenfalls einmal *I* geführt haben. Weil auch Braun entstand, war 43—2 heterozygotisch für *A*, und kann deshalb nur *AaIIpp* gewesen sein. Es sollen dann aus der Kreuzung mit 43—8 entstehen: die Hälfte Weiss, drei Achtel Schwarz und ein Achtel Braun, aber kein Gefleckt, was auch stimmt.

Die Nummern 43—4 (gefleckt) und 43—8 (schwarz) haben miteinander in zwei reziproken Kreuzungen zusammen 4 gefleckt, 2 schwarz und 2 weiss gegeben. Um gefleckt und weiss geben zu kön-

TABELLE 4. *Kreuzung Ch. × R. Pr. Farben der Samenschale in der F_3 (und F_4).*

	F_2-Mutterpflanze		F_2-Vaterpflanze		F_3-Generation				
	Nummer	Farbe	Nummer	Farbe	Anzahl Pflanzen	Gefleckt	Schwarz	Braun	Weiss
aus der Linie 31—90	43—1	gefleckt	43—4	gefleckt	1	1 [1]	–	—	—
	43—2	weiss	43—5	weiss	4	—	—	—	4
	43—2	»	43—8	schwarz	5	—	2	1	2
	43—3	gefleckt	43—6	gefleckt	2	2 [2]	—	—	—
	43—4	»	43—8	schwarz	4	2	1	—	1
	43—6	»	Selbstbestäubung		3	2 [3]	—	—	1
	43—6	»	43—5	weiss	2	1	—	—	1
	43—7	braun	43—8	schwarz	5	1	2	1	1
	43—8	schwarz	Selbstbestäubung		3	—	2	1	—
	43—8	»	43—4	gefleckt	4	2	1	—	1
	43—9	weiss	43—5	weiss	1	—	—	—	1
	43—10	gefleckt	43—5	»	4	3	—		1
	43—10	»	43—6	gefleckt	3	2	1	—	—
	[1] gab eine selbstbestäubte F_4 von...				11	8	—	—	3
	[2] wurden miteinander gekreuzt und gaben zusammen..........................				11	9	—	1	1
	[3] die eine von diesen gab nach Selbstbestäubung eine F_4 von				3	2	1	—	—
aus anderen Linien	39—7	schwarz	Selbstbestäubung		2	—	1	—	1
	40—7	gefleckt	39—7	schwarz	2	1	—	—	1
	41—4	»	39—10	gefleckt	3	2	—	—	1
	44—9	weiss	39—9	weiss	4	—	—	—	4
	44—11	schwarz	39—7	schwarz	2	—	2	—	—
	44—11	»	39—10	gefleckt	2	1	1	—	—
	45—2	braun	39—10	»	3	1	1	1	—
	45—7	schwarz	39—9	weiss	1	1	—	-	—

nen mit einem Partner, der *AaIIPp* ist, muss 43—4 *IiPp* gewesen sein, mit *AA*, *Aa* oder *aa*. Die eine Hälfte der Nachkommen ist dann jedenfalls nicht-gefleckt, von der anderen Hälfte kann ein Teil gefleckt sein; die grösste Chance für gefleckt ist bei *AA*. Bei *Aa* oder *aa* würde es möglich sein, dass Braun herauskäme. Weil nun viele gefleckte und keine braune Pflanzen entstanden, ist es wahrscheinlich, dass 43—4 die Formel *AAIiPp* hatte.

Die wenigen F_4-Daten sagen uns natürlich nichts Entscheidendes, sie sind aber in Übereinstimmung mit der Hypothese.

Die geringen Zahlen, mit so grosser Mühe aus diesem undankbaren Materiale erhalten, lassen keine weitergehende Schlüsse zu.

ZUSAMMENFASSUNG.

1. Der Grundfaktor für Pigmentbildung der Prunkbohnen ist nicht derselbe als der in der braunen Buschbohne vorhandene.

2. Chevriers Buschbohne enthält nicht den Grundfaktor für Pigment der braunen Buschbohne, aber wohl einen Pigmentintensivierungsfaktor, der auch mit dem Grundfaktor für Pigment der Prunkbohnen reagieren kann.

3. Es sind Andeutungen vorhanden, dass bei Kreuzung von pigmentierten Prunkbohnen mit pigmentierten Buschbohnen die Intensivierungsfaktoren der einen Art mit dem Grundfaktor für Pigment der anderen Art in gewissen Fällen reagieren können.

4. Die untersuchten Buschbohnensorten einerseits und die Prunkbohnen andererseits haben wahrscheinlich keine gemeinschaftliche Farbenfaktoren.

5. Der in den Chevrierbohnen vorhandene Intensivierungsfaktor, der I genannt wird, verursacht, wenn heterozygotisch vorkommend, zusammen mit dem Grundfaktor für Pigment bei Prunkbohnen (P) und dem Intensivierungsfaktor der roten Prunkbohnen (A) nur eine Verdunkelung der purpurnen Grundfarbe in der Samenschale; kommt er homozygotisch vor, so gibt er in der genannten Kombination gleichmässiges Schwarz.

6. Wenn die Allelomorphenserie $A_d > A_u > a$ der Prunkbohnen durch kleines a vertreten ist, entsteht aus der Einwirkung von I auf P eine rotgraue Farbe, die bei älteren Samen dunkel rotbraun wird.

Hilleshög, Landskrona, September 1926.

ZITIERTE LITERATUR.

1. KOOIMAN, H. N. 1920. Over de erfelykheid van de kleur der zaadhuid van *Phaseolus vulgaris*. Dissertatie Utrecht.

2. TJEBBES, K. 1921. Afwijkende resultaten bij boonenkruisingen. Handelingen van het Nederlandsch Natuur- en Geneeskundig Congres, gehouden te Utrecht.

3. — 1925. Die Zeichnung der Samenschale von *Phaseolus multiflorus*. Hereditas VII.

LA SÉLECTION DANS LA FORÊT ET EN SYLVICULTURE

PAR *A. OPPERMANN*
MØLLEVANGEN, SPRINGFORBI, DANEMARK

Le dix-huitième siècle, le siècle des lumières, avait sur bien des points une compréhension claire et nette de la doctrine de l'hérédité et de son application à la forêt et à la sylviculture comme aussi à l'horticulture.

Duhamel du Monceau n'ignorait pas que la figure ou forme des arbres se transmet de génération en génération (1760, page 86): «les baliveaux rabougris, qui se trouvent dans les forêts, ne pouvoient produire par leurs semences que de vilains arbres, . . . si de leur nature ils étoient tels; mais leurs semences pourront produire de beaux arbres, si l'irrégularité de leur figure ne dépend que de quelque accident».

Le même auteur insiste sur l'utilité de recueillir des glands sous les chênes robustes et bien conformés. Pour le noyer et le châtaignier, néanmoins, il n'en est pas de même: «Quand il s'agit d'élever des arbres dont le fruit peut être de quelque utilité, on fera bien de prendre les semences sur les arbres qui portent les plus beaux fruits».

Dans la forêt de Vrigny, qui avait appartenu à Duhamel, «on observe, de la manière la plus frappante, deux variétés parmi les Pins sylvestres: les uns viennent constamment droits, & ont un corps d'arbre unique, couronné d'une belle tête, les branches latérales du bas diminuant à mesure que l'arbre grossit; au lieu que l'autre à une certaine hauteur, se partage en deux ou trois branches qui prennent également de la force; en sorte que cet arbre qui s'étend beaucoup latéralement, étouffe tous les autres arbres qui sont autour de lui». (de Blaveau 1787, page 23.)

H. D. v. Zanthier, ayant distingué (1778, page 117, 128) entre le pin médiocre des terres basses d'Allemagne et son congénère parfaitement droit du haut Nord — dont il exalte les qualités techniques —, réclame que les cônes soient non seulement récoltés dans un endroit bien déterminé, mais qu'on les prenne sur les arbres hauts et droits. «Ich beschrieb den Ort, nehmlich Österthal, und dass er von Mast-

bäumen genommen werden mögte». (Cf. OPPERMANN 1922, pages 289, 315, 334.)

On comprenait non seulement que les arbres puissent être attaqués par des maladies, mais aussi que celles-ci ne soient pas également dangereuses pour toutes les races d'une même espèce. Des expériences instituées par DUHAMEL montrèrent que, pendant le cours du rigoureux hiver de 1754, le *Pinus maritima minor* (Pinsot, Pinceau) succombait au froid, tandis que le grand *P. maritima* n'en éprouvait pas de dommage (FOUGEROUX DE BLAVAU 1785, page 75). SCHREBER (1755, I, page 152) signale qu'il est mauvais d'employer des semences de mélèze provenant de régions plus chaudes que celle où l'on se propose de cultiver cet arbre. DE LA TOUR-D'AIGUE (1787, page 93) fait ressortir que la maladie contagieuse qui détruit les mûriers n'en attaque que les formes grandifoliées produites par la greffe, et non pas la forme ancienne à petites feuilles, les »*Mûriers de l'Ordonnance,* qui . . . n'ont jamais été greffés». DUHAMEL (1758) sait bien que le greffage n'a point pour résultat de changer l'espèce même, mais qu'il est bien apte à rendre le fruit plus doux et plus savoureux.

Dans le même ouvrage se trouvent indiqués les résultats obtenus par des expériences extrêmement intéressantes concernant la fécondation par croisement de primevères, de radis et d'autres plantes jardinières. Même les lois qui régissent le partage dans la deuxième génération ont été connues à DUHAMEL, car à propos des essais faits par lui avec des paons il dit ceci (1758, page 299): »J'ai eu chez moi des paons bleus, qui, à chaque couvée, donnoient des paons blancs & des paons bleus, parce que cette race avoit été produite par un paon blanc & une paone bleue [1]».

Dans la science de l'hérédité, comme dans tant d'autres domaines, les mauvais temps qui suivirent la Révolution française et les grandes guerres amenèrent en quelque sorte une décadence générale, et l'on n'arriva pas à appliquer la doctrine de l'hérédité à l'un des plus importants côtés de l'histoire naturelle de la forêt: la sélection.

Si ce phénomène y présente une importance toute particulière, c'est parce que d'ordinaire on commence le boisement par un nombre immense de jeunes plants, dont il ne restera qu'un faible pourcentage, peut-être seulement un pour mille ou moins encore. Dans la forêt

[1] Dans la 2e édition, publiée après la mort de l'auteur, la citation commence ainsi: »J'ai eu chez moi des paons blancs & des paons bleus, qui . . .», ce qui me semble moins clair.

naturelle, beaucoup d'entre eux périssent dans la lutte entre les arbres de la même espèce ou entre les diverses essences, ou bien encore contre le climat, alors que d'autres sont détruits par les ennemis de la forêt: le gibier, les animaux domestiques, l'homme; dans la sylviculture rationnelle, au contraire, c'est le forestier qui dirige le développement, l'entretien de la forêt, en écartant successivement — par un travail éclairé et intelligent, au moyen de fréquentes éclaircies — la grande majorité des arbres, au profit de la petite minorité qui satisfont le mieux à ses exigences. A ce sujet, le célèbre naturaliste danois W. JOHANNSEN (1909, 1926), qui s'est spécialisé dans tout ce qui concerne l'hérédité, a fait cette remarque éminemment juste, par un jeu de mots, qu'il n'est pas facile de rendre bien exactement en français: »Selektion schafft nichts neues; Selektion schafft Platz, wirft aus».

Considérons maintenant les facteurs les plus importants qui coopèrent à la sélection.

La figure 1 fait voir schématiquement comment le vent fait le

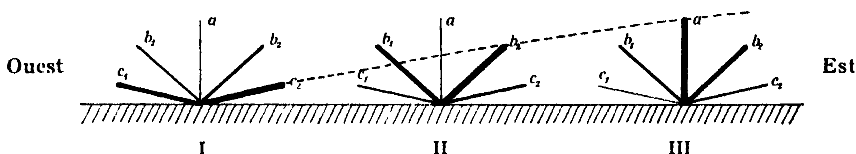


Fig. 1. Représentation schématique de la façon dont le vent fait le tri des formes d'arbres.

tri des différentes formes d'arbres. Figurons-nous que dans l'origine la forêt se compose, à la fois, de formes d'arbres droites (*a*), déjetées ou contournées (*b*), et rampantes (*c*), et qu'elle soit exposée au vent d'ouest; il en est souvent ainsi. Placées le plus en dehors, du côté exposé au vent, à I, les formes *a*, b_1 et b_2 ne tarderont pas à succomber. La forme la plus résistante est celle désignée par c_2, laquelle est douée de dispositions à ramper dans une direction qui l'éloignera du côté du vent. c_1 se range aussi parmi les formes rampantes, mais à l'opposé de c_2, elle rampe du côté du vent, et elle en souffre; sa tige périra vraisemblablement, ainsi que celles de ses branches qui se tournent vers le vent; mais les pousses tournées au côté opposé peuvent rester en vie, et à mesure que les plants arriveront à se prêter quelque abri les uns aux autres, l'arbre pourra suivre sa nature innée: il croîtra d'une façon luxuriante vers le côté d'où vient le vent; dans la lutte poursuivie entre les dispositions internes et les influences externes, on verra la plante se tordre et serpenter le long du sol et dans des directions différentes.

A quelque distance du côté extérieur du peuplement (II), a ne tardera pas à périr, et il en sera vraisemblablement de même pour b_1. Avec le temps, c'est b_2, abrité par c_2, qui l'emportera, en couvrant de son ombre d'abord c_1 et plus tard c_2. Une forme qui en majeure partie se rattache à b_2 et qui présente en même temps quelques dispositions de b_1, pourra à la longue croître vers le vent, dont l'action aura pour effet de pousser cette partie de la cime dans la direction opposée, et pendant que cette lutte se poursuit, on verra se produire de singulières branches en zigzag.

A III, c'est-à-dire au fond même de la forêt, a arrivera peu à peu à supprimer tous ses voisins, c_1 et c_2, b_1 et b_2, de sorte que la forêt présentera désormais exclusivement des troncs droits, en forme de colonne. Les cimes se montreront principalement empreintes de l'action du vent, bien qu'on puisse aussi, dans la plupart des cas, distinguer les manifestations des dispositions internes.

En agissant ensemble, les conditions extérieures et les propriétés héréditaires auront ainsi formé une lisière présentant l'aspect pareil à celles de l'Europe occidentale: le contour de la forêt monte depuis le côté du vent suivant une ligne courbée en arc qui ressemble à une hyperbole ou à une parabole. —

Dans les hautes montagnes et dans d'autres régions où s'accumulent de grandes masses de neige, la pression exercée par celle-ci fera le moins de mal aux arbres à cime étroite, presque cylindrique et au bois ferme; c'est pourquoi on trouve de pareilles races d'épicéa commun et de pin sylvestre dans les régions septentrionales de l'Europe ainsi que dans les contrées montagneuses de l'Europe centrale. C'est ici la neige qui a produit la sélection; mais, au contraire du vent, elle a favorisé les races précieuses — dont la croissance est, à vrai dire, plutôt lente —, et elle a exterminé les mauvaises races.

Un autre facteur, qui provoque la sélection d'une manière analogue, est le froid. Par les printemps doux et sans danger de gelées nocturnes, une feuillaison précoce sera avantageuse, en ce sens que la période de végétation se prolonge et que, par conséquent, les formes à feuillaison tardive seront dominées par les autres et périront, tandis que dans les contrées à fortes gelées printanières elles sortiront victorieuses. Il en est à peu près de même à l'automme, où il s'agit d'achever la croissance avant l'approche de l'hiver.

Quand les jeunes plants de hêtres sont exposés assez longtemps à un fort ombrage, les meilleures formes finiront bientôt par succomber, laissant l'ancien semis préexistant mal conformé.

La lutte entre les arbres et les arbrisseaux peut avoir pour conséquence que des formes forestières médiocres prennent le dessus. Le chêne qui doit se faire jour à travers un fourré de coudriérs et d'épines, doit avoir la faculté de former un fût d'une hauteur égalant au moins celle des arbrisseaux; mais une fois ce but atteint, les formes en parasol aptes à dominer avec la plus grande force leurs voisines élancées et à houppier étroit, l'emporteront sur celles-ci et se montreront en état de tenir tête au fourré. Nous aurons alors une futaie constituée par des arbres à fût bas, à cime largement étendue et aux puissantes branches (OPPERMANN 1925).

Le gibier ainsi que des chevaux et des bêtes à cornes auront maltraité presque tous les arbres, les bons comme les mauvais; mais ceux qui auront souffert le plus, ce sont les formes droites (*a*), à tige bien caractérisée et au faible branchage; les bêtes auront ainsi aidé les formes inférieures, *b* et *c*, à remporter la victoire.

Ce déplorable résultat est cependant dans une grande mesure imputable à l'homme, au soi-disant *homo sapiens*, qui est certainement le pire ennemi de la forêt (voir ici et dans la suite OPPERMANN 1908, 1909 a—b et 1917—18, page 19). Partout où il se répand, il prend à tâche d'accomplir une sélection très étendue, un choix de qualité négative. qui permet aux formes courbées, en parasol et à fût court de s'accroître au point de prendre le dessus, alors qu'il abat de préférence les formes droites et élancées, pour en faire une multitude d'objets d'utilité, grands et petits. Dès leur plus jeune âge, il coupe les plus beaux arbres pour les convertir en broches, cercles, fléaux, manches d'outil; rames, arcs, piques et lances; palis, timons; perches, lattes de fenil et de toit. Dans la suite viendront s'ajouter à cette liste déjà longue: arbres de moulin; merrains; palissades; pilotis et ducs d'Albe pour la construction des ports et des ponts; pour celle des maisons: chevrons, poutres, solives et planches pour les pans de bois. Dans la construction navale, on a certes besoin de fortes quantités de bois courbants et courbés de formes assez curieuses, bizarres même, mais pour les quilles et les carlingues du fond, les baus et planches, il faut quantité de bons troncs longs, droits ou offrant une faible courbure. Même pour le bois de chauffage, on a préféré les formes élancées, qui sont les plus commodes lorsqu'il s'agit de procurer une certaine quantité de bois. Dans les forêts de hêtres et de chênes, on a souvent ménagé les arbres larges, qui fournissaient abondamment de glands, et l'on a coupé les jeunes arbres bien conformés.

La forêt inculte présente d'ordinaire les races d'arbres les plus

mal conformées dans les pays qui sont au plus haut degré privés de la végétation forestière par rapport au nombre d'habitants, surtout si en plus le climat est rude et rigoureux.

Là où il y a une forte consommation de bois et où à cause des conditions naturelles la croissance des arbres est lente, la coupe aura pour effet d'écarter successivement les races à croissance rapide et susceptibles d'atteindre des dimensions considérables; les races qui restent, seront celles à croissance lente et les arbres rabougris.

La sélection opérée par l'homme peut être indiquée schématiquement (fig. 2) de la même manière que la sélection effectuée par le vent. Dans une forêt vierge, dans les stations qui conviennent à l'essence d'arbre (I), on verra bientôt *a* l'emporter sur la plupart des *c* et des *b*, lesquels seront forcés de reculer et trouveront un refuge dans les stations inférieures, où *a* ne sera pas en état de faire valoir

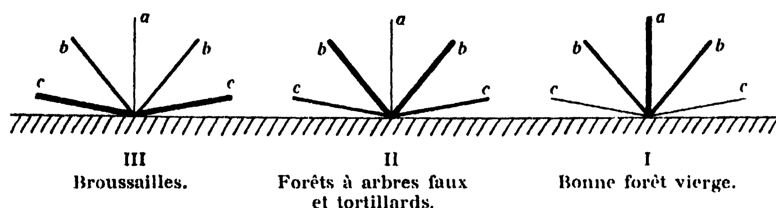


Fig. 2. Représentation schématique de la manière dont l'homme divise les formes d'arbres par catégories.

sa supériorité. Quand l'homme recherche *a* avec assez d'avidité, il en résultera que *b* prendra le dessus (II) et deviendra le maître souverain, après avoir supprimé et expulsé *c*. Dans les endroits où *a* finit par disparaître et où de ce fait il y aura disette de bois, l'homme se verra obligé de se contenter de *b*, et il ne laissera de reste que des broussailles rabougries (III) formées de la race *c*.

Quand le forestier est chargé du soin et de l'entretien des forêts, le développement prendra la direction opposée. Cependant, si celles qu'il a sous les yeux et desquelles il a tiré ses idées sur la croissance des arbres manquent du type *a*, il sera enclin à fermer les yeux sur les défauts de *b* ou bien à les attribuer uniquement à des influences externes; faute de connaissance de ce qui est excellent, il se contente du médiocre et ne fait pas avec une force suffisante la lutte contre ce qui est mauvais.

Il en est surtout ainsi dans le commerce de graines. Grâce aux précieux travaux d'ADOLF CIESLAR, d'ARNOLD ENGLER, de GUNNAR

SCHOTTE et de plusieurs autres, on a compris combien il est avantageux de faire venir les semences de climats semblables à ceux où les plantes devront être utilisées par la suite. Les stations de contrôle des graines nous ont aidés à juger de la faculté germinative de la semence; le développement pris par la vie commerciale et les moyens de communication internationale a beaucoup contribué, dans bien des cas, à réduire les prix et à faciliter l'approvisionnement de graines. Néanmoins, dans chaque zone climatologique on a trop souvent négligé de tenir suffisamment compte de la forme des porte-graines; aussi, plus le commerce de graines va augmentant et plus rude devient la concurrence, plus il y aura de risque qu'on se laisse aller à recueillir les graines des arbres facilement accessibles et de fructification abondante appartenant aux races *b* et *c*, qui se trouvent au voisinage des habitations humaines.

Des essais fort étendus effectués sur un bon nombre d'essences forestières diverses, ont démontré que les formes fausses et tortillardes dont nous avons parlé tout à l'heure se transmettent héréditairement à la descendance ou en tout cas à une partie de celle-ci. Il est vrai toutefois que cette vérité se trouve voilée quelque peu par ce fait, que l'un des arbres forestiers les plus généralement cultivés et qui ont été l'objet du plus grand nombre d'expériences, savoir l'épicéa commun, ne s'écarte qu'assez rarement de la forme droite, qu'on regarde communément comme la forme normale, à moins qu'elle n'ait été endommagée, par exemple, en étant dépourvue de la cime, ou qu'elle ne se soit courbée, par ex. sous la pression par la neige. Les particularités héréditaires de la forme de l'épicéa se manifestent principalement dans le développement et la position des branches ou dans la longueur des aiguilles.

L'importance extraordinaire que présente la sélection pour la sylviculture pratique, peut être mise en évidence par des exemples tirés des différentes contrées de l'Europe.

Le défrichement et la cultivation du sol danois remonte aux temps les plus reculés: la forêt a dû céder la place à l'agriculture. Bordés par des champs, des prairies, des marais, des étangs et des lacs, les restes des anciennes forêts eurent des lisières pouvant héberger des arbres faux et tortillards tels que *b* et *c*, qui purent ainsi soutenir la lutte contre *a*, surtout là où il trouvaient des alliés dans le vent, le gibier et les bestiaux. Le seul arbre résineux généralement répandu dans les temps anciens, le pin sylvestre, était il y a déjà mille ans devenu rare presque partout dans le pays, et dès lors le bois feuillu

fut employé le plus communément comme matière de construction ainsi que pour bien d'autres usages mentionnés plus haut.

C'est tout particulièrement la forêt de chênes qui en porta la peine, et la conséquence en fut que dès le 16ème siècle on fit venir le bois de chêne long et droit de Norvège, pays où cette espèce d'arbre était sans doute moins recherchée parce qu'on y avait suffisamment de pins et d'épiceas, dont le façonnage donne moins de peine que celui d'une matière dure comme le bois de chêne. De l'île de Gottland (dans la mer Baltique), on requit en l'an 1557 pour le Palais Royal de Copenhague [1] 239 pièces de bois de chêne de 1 pied carré, presque toutes longues de 26 à 29 aunes, donc des troncs droits de la forme la plus excellente. La province de Blekinge a fourni également du bois semblable. Les vastes forêts qui environnaient la ville de Silkeborg (Jutland central) et qui contenaient beaucoup de chênes rouvres (*Quercus sessiliflora*), durent fournir du bois de cette espèce pour la Cathédrale de Viborg (Kanc. Brevbøger $^{28}/_{6}$ 1567, $^{4}/_{3}$ 1570) et pour la ferme du château de Hald (Aar 1540 [Danske Magasin 5, I, Kjøbenhavn 1889, page 359]), situé près de cette ville. La région de Hald renfermait, il est vrai, de grandes forêts de chênes, mais le bois des arbres droits paraît avoir été utilisé comme matière de construction dans l'antique ville de Viborg où, au moyen âge, il y avait treize églises, plusieurs couvents et bon nombre d'hôtels du patriciat. C'est ainsi aussi qu'en 1562 on achète à Copenhague du bois de chêne de 12 aunes pour la construction d'étables à bœufs dans la ferme d'Esrom (Séeland du Nord-est), située sur un terrain boisé loin de la côte. Les forêts de Silkeborg fournissaient également du bois de construction à Kolding, à Dronningborg (près de Randers) et à Aarhus.

La forêt de hêtres, elle aussi, dut fournir de la matière de construction: poutres, chevrons, perches et lattes. Dans certaines régions du Jutland, on faisait communément usage du hêtre comme bois de charpente. Le bois de jeunes arbres droits servait de treillis dans les murs et plafonds bousillés des maisons. Même les cheminées et les fours étaient parfois torchés sur des pieux.

[1] (C. F. BRICKA et L. LAURSEN:) Kancelliets Brevbøger 1551—1626, Kjøbenhavn, 1893—1925. Norske Rigsregistranter I—V, Christiania, 1861—1874. En 1562, on se plaint de l'abattis fait dans les forêts de chênes de la Norvège, et l'on ajoute que, s'il n'y était pas mis un terme, le bois de chêne pourrait bien venir à manquer avant dix ans. 1 aune (forestière) = 2 pieds = 22 pouces forestiers, équivalait alors, à ce qu'il paraît, à 55 cm.

Les formes à fût court et en parasol du hêtre et du chêne, qui contribuent tant à la beauté du paysage danois, sont ainsi des races que de tout temps on a recherchées avec moins d'avidité et qui, de ce fait, prédominent non seulement dans les forêts feuillues occidentales du pays, forêts ravagées par le vent, mais tout aussi bien sur le rivage du Sund, par ex. dans la forêt dite «Dyrehaven» (parc aux cerfs), située au nord de Copenhague, et dans celles avoisinant la baie de Faxe, dans le sud-est de la Séeland, où Vemmetofte Kloster (BRASCH 1863, page 208; KOCH 1892, page 300), couvent de demoiselles, vendit en 1801 au Conseil d'amirauté, à Copenhague, 1781 chênes de 16 à 20 aunes, réalisant ainsi un bénéfice considérable en apparence, mais qui en réalité était peut-être plutôt éphémère parce qu'on a probablement laissé la forêt dépouillée des bons porte-graines, ce qu'on aura payé cher dans la culture actuelle des chênes (WEGGE 1925, page 383 [1]). — A la même époque, les forêts domaniales de la Séeland septentrionale contenaient 32000 »Favne» (80000 stères) de vieux chênes attaqués par la pourriture rouge, mais «dans la période actuelle, les forêts [de cette partie du pays] ne peuvent aucunement fournir de bois de valeur pour les constructions navales, attendu que la plupart des arbres sont de mauvaise conformation ou surannés». (Lettre de C. D. F. REVENTLOW au Prince Royal FRÉDÉRIC.)

En Norvège, on trouve un bon nombre de formes excellentes, tant du pin sylvestre (NIELSEN 1926 [2]) que de l'épicéa. Toutefois, même dans les régions méridionales du pays, où le sol aussi bien que le climat conviennent très bien à la végétation arborescente, on compte avec des chiffres étonnamment bas de la production annuelle. Nul doute que les indications des forestiers ne soient basées sur des recherches soigneuses. Cependant, depuis des siècles la Norvège, avec ses nombreux ports libres de glaces, a eu une énorme exportation de bois, et d'une manière fort étendue on y a coupé ce qui dépassait la mesure exigée par le commerce de bois, et ce minimum a encore été réduit de plus en plus, si bien qu'on n'a pas seulement abattu les arbres tout développés, mais encore les meilleures races des bois jeunes. Dans beaucoup de forêts résineuses de Norvège, de même que dans les buissons de hêtres et de chênes du Jutland, on a donc selon toute

---

[1] Les figures 2 à 15 montrent les formes de chênes ordinaires, tandis que les fig. 1, 16 et 17 prouvent que ces forêts peuvent produire des chênes droits à longue tige et à fût élevé.

[2] Pour des formes bonnes et mauvaises du pin suédois, voir BORNEBUSCH, 1922, page 378.

probabilité à faire à des races rabougries, parce qu'en abattant sans ménagement on a exterminé les races qui en croissant ont rapidement atteint la mesure voulue. — La justesse des théories ici avancées peut être vérifiée en prenant des semences dans des forêts qui suivant des témoignages historiques ont été depuis des siècles traitées avec soins et ménagements.

Autrefois, avant l'emploi des bateaux à vapeur, les forêts suédoises étaient dans une certaine mesure abritées contre le pillage par la glace du golfe de Bothnie et de la mer Baltique; la Suède comprend encore aujourd'hui de vastes étendues de terrain couvertes de pins sylvestres de formes vraiment magnifiques et atteignant des hauteurs énormes. Il est vrai toutefois qu'ici la «coupe de dimension» a fait bien des dégâts. En outre, dans le voisinage des habitations humaines les formes droites du pin sylvestre furent exterminées, laissant celles appelées en suédois «Gårdtallar» (pins de cour), arbres en parasol caractérisés, comme à Vrigny (voir page 209), par de grandes branches et un fût bas, souvent courbé. Des formes analogues se rencontrent, dans des conditions climatologiques toutes différentes, dans la vallée du Rhin (près de Bonaduz) [ENGLER 1913, pages 321, 350 [1]], à la limite de cette essence dans le nord-ouest de l'Allemagne (aux alentours de la ville de Celle) et près de Gram dans le sud du Jutland [2]. Déjà en 1775, un auteur dano-norvégien (PRAM 1775) déconseille aux forestiers d'employer des semences de »Gorr-Toll». (Cf. BAUR 1921).

Parmi les royaumes scandinaves, c'est l'Islande qui est le plus pauvre en bois, et l'essence qui y prédomine, le bouleau, ne forme souvent que des buissons chétifs. Il y a mille ans, l'île avait des forêts bien plus grandes et bien meilleures. Les pauvres restes qui s'en trouvent encore, sont des races rabougries mal formées. Trois parcelles d'expérimentation avec des bouleaux de onze ans plantés côte à côte en Danemark, ont donné les hauteurs moyennes suivantes: Småland (Suède) 6.9, Norvège de l'Ouest 5.0, Islande 2.5 mètres. Au contraire des bouleaux suédois, qui sont à fût droit, ceux d'Islande sont presque tous courbés et multicaules (OPPERMANN 1925, page 31). Afin de parvenir à améliorer ces peuplements défectueux, il con-

[1] Dès 1910 (Det forstl. Forsøgsv. II, page 384), j'ai contesté la théorie émise par ENGLER (1913, page 322), d'après laquelle »die von äusseren Faktoren auf die Samenbäume ausgeübte Wirkung auch noch bei ihren Nachkommen andauert».

[2] Observations faites par l'auteur en 1926 aux environs de Celle, d'où le Danemark a tiré autrefois de fortes quantités de graines de pin. Cf. OPPERMANN 1922, pages 250—254, 297, figg. 1—5, et plusieurs autres passages.

viendra de faire un choix soigneux des meilleurs porte-graines dans les restes de forêts de l'île, puis de procéder à des essais comparatifs avec des semences de bonne race provenant d'autres pays dont le climat est semblable à celui de l'Islande.

De grandes parties des forêts feuillues de l'Europe sont bien traitées depuis des siècles comme taillis sous futaie (Mittelwald). Le sous-bois est taillé, ordinairement à dix à trente ans d'intervalle, tandis que l'on réserve un certain nombre d'arbres, qui à la première coupe s'appellent des *baliveaux;* la coupe suivante en écarte quelques-uns, et ceux qui sont resérvés reçoivent le nom de *modernes*, dont une partie se réservent lors de la troisième coupe sous la dénomination d'*anciens*. A ces coupes successives, tout régime rationnel a soin de ménager les tiges les plus droites et, en conséquence, tant les modernes que les anciens présentent généralement en bas une bonne forme du tronc. Pourtant, à l'époque où l'on fait le choix de ses baliveaux, on n'est pas à même de juger de leur faculté de continuer le développement d'une tige droite et non partagée jusqu'à une hauteur tant soit peu considérable. Afin d'obtenir des anciens à fût suffisamment haut, il faut donc avoir un riche choix de baliveaux aussi bien que de modernes. En général, cependant, on réserve un trop petit nombre de baliveaux, et la conséquence en est que la plupart des modernes et des anciens ont un fût court, couronné d'une cime large; la valeur de l'arbre s'en trouve diminuée, et le sous-bois, le taillis, en est gravement préjudicié. Durant des siècles, la qualité de ces forêts a ainsi été de plus en plus détériorée (OPPERMANN 1927).

De nos jours, nombre de forestiers sont disposés à abandonner le traitement régulier des bois pour revenir au *jardinage*, qui est censé donner un rapport égal ou même supérieur à celui du système régulier. A l'époque de l'adoption des coupes régulières, on présumait qu'elles tendraient à augmenter, à doubler même, le rendement de la forêt, tout en créant de l'ordre et de la sécurité. «J'estime que l'exploitation d'une forêt irrégulière ne pourra pas rapporter la moitié du rendement de la forêt régulière», dit le célèbre C. D. F. REVENTLOW (lettre du 7 août 1804 au Prince Royal FRÉDÉRIC). Le mot de jardinage (Plenterbetrieb) était regardé comme un terme injurieux, synonyme de régime mauvais, désordonné (OPPERMANN 1908, pages 145, 182). C'était là sans doute une conception fondée sur des observations justes, mais qu'on s'expliquait d'une manière erronée. Le jardinage qu'on condamnait, avait été provoqué par le lamentable manque de ménagements avec lequel le régime précédent avait non seulement abattu les grands et beaux

individus, mais encore détruit les races douées de la faculté de grandir rapidement, tout en prenant des formes précieuses.

Dans certains cas, on est arrivé à réaliser une sélection positive sans en avoir l'intention.

Lorsque vers 1730 on introduisait le mélèze en Écosse, ce n'était pas par semis, mais au moyen de plants qu'on avait fait venir des Alpes. On en a probablement choisi ceux qui se distinguaient par la croissance la plus vigoureuse et la forme la meilleure. On retrouve ces qualités chez la descendance, qui est très répandue en Suède. (SCHOTTE 1917; OPPERMANN 1923, pages 76—98, 310—313.)

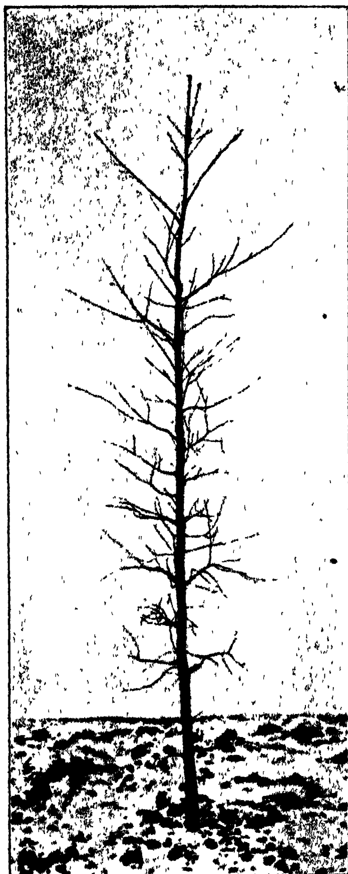


Fig. 3. Tige haute de chêne hollandais; arbre d'avenue futur. 1: 19.

Lorsqu'on prend de grands brins de semences dans un semis naturel de hêtres, dans le but de les utiliser en des endroits où il n'y a pas de porte-graines de hêtre ou bien là où le semis a échoué, on choisit instinctivement les plants les plus beaux et les plus droits qu'on puisse trouver. Il en résultera que la forme des arbres se montrera de beaucoup meilleure dans la plantation — même si celle-ci est très espacée, soit par ex. $1^1/_2$ à 2 mètres — que dans le semis qui reste et qu'on a dépouillé de ses meilleurs individus.

En Hollande, on trouve de charmantes avenues de hêtres et de chênes produites en partant de plants qui se distinguent par une forme magnifique et une croissance rapide (fig. 3.) Déjà en 1800, l'écrivain danois P. A. HEIBERG admire les chênes se trouvant près de Haarlem et qui étaient, dit-il, «droits comme des mâts». Dans le doux climat de ce pays-là, les arbres fructifient plus fréquemment qu'en Danemark. Sur les chemins de briques, qu'on a soin de tenir bien propres, il est facile de recueillir des graines, qu'on peut avec avantage exporter par mer. Des glands provenant de ces avenues hollandaises, ont donné dans le sud du Danemark

des boisements de chênes bien plus beaux que ceux produits par les glands danois, lesquels viennent souvent de porte-graines mal formés.

Vers 1880—1885, lorsqu'il n'y avait pas de faînes en Danemark, on en a importé des Carpathes, où les hêtres sont d'une belle venue. (QVIST 1926.) La forêt née de la semence importée se distingue par une croissance rapide et des formes magnifiques.

Le forestier moderne doit constamment avoir en vue la sélection. Tout d'abord, en recueillant ou achetant les graines dont il fera usage; ensuite, en triant les plants fournis par la pépinière pour la forêt; puis, lors des éclaircies dans le fourré aussi bien que dans la forêt d'âge moyen; enfin, en écartant à temps les formes dont il ne voudrait pas voir les graines répandues dans la forêt. A cet égard, il conviendra toutefois d'user de prudence: Afin de maintenir dans la mesure du possible la beauté naturelle de la forêt, quand même il devrait en résulter des pertes pécuniaires, il prendra soin de protéger tels bouquets de bois ou tel arbre de forme caractéristique, par ex. des hêtres tortillards (FAGGIANELLI 1864); et il tiendra également à conserver un certain nombre de formes rabougries et d'arbres à croissance lente parce que, si le peuplement dominant en reste entremêlé, de pareilles formes pourront être utiles en couvrant le sol et rendant tiède la forêt.

La reproduction des arbres forestiers se fait pour la plupart par des graines; cependant, dans certains cas, la propagation végétative d'individus particulièrement bons peut donner des avantages à la sylviculture, et l'hybridisation produit souvent des arbres qui réunissent les excellentes qualités des parents, ou peuvent même les surpasser. Dans ces domaines on a déjà obtenu des résultats très importants, et l'on peut espérer d'en accomplir de plus importants encore.

La science de l'hérédité est d'une grande valeur pour la sylviculture et contribue largement à nous éclairer sur la nature des forêts. En étudiant l'histoire de la forêt, nous apprenons à bien comprendre les formes d'arbres de l'époque actuelle, et notre coup d'œil devient plus juste en suivant le bois d'œuvre au delà de la limite de la forêt, à travers la scierie et la fabrique. Nos principales sources d'instruction, qui se complètent les unes les autres, sont ainsi l'observation, les études de la nature, l'histoire et la technologie. En raison du caractère propre de la sylviculture et des particularités des essences forestières, nous ne pouvons suivre les mêmes voies que l'agriculture, l'horticulture, l'élevage des animaux domestiques; mais ces diverses branches de la production naturelle ont une base scientifique commune dans la science de l'hérédité.

LITTÉRATURE CITÉE.

1. BAUR, E. 1921. Die wissenschaftlichen Grundlagen der Pflanzenzüchtung. Berlin.
2. BORNEBUSCH, C. H. 1922. En Studierejse i Sverige. Det forstl. Forsøgsv. i Danmark, vol. VI. (Avec résumé en allemand.)
3. BRASCH, C. H. 1863. Vemmetoftes Historie III. Kjøbenhavn.
4. DE BLAVEAU. 1787. Mémoires d'Agriculture. Trimestre d'Automme.
5. DE LA TOUR-D'AIGUE. 1787. Mémoires d'Agriculture, Trim. de Printemps.
6. DUHAMEL DU MONCEAU. 1758. La Physique des Arbres. Paris, Liv. III, Ch. III.
7. — 1760. Des Semis et Plantations des Arbres. Paris.
8. ENGLER, A. 1913. Einfluss der Provenienz des Samens auf die Eigenschaften der forstlichen Holzgewächse II. Mitteil. d. Schweizer Centralanstalt f. d. forstl. Versuchswesen X.
9. FAGGIANELLI, A. 1864. Des hêtres monstrueux de la forêt de Verzy. Annales forestières et métallurgiques, vol. 23.
10. FOUGEROUX DE BLAVAU. 1785. Mémoires d'Agriculture. Trim. d'Automme.
11. JOHANNSEN, W. 1909. Om Arvelighedsforskning med Henblik paa Skovbruget. Tidsskrift for Skovvæsen.
12. — 1926. Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Dritte Auflage. Jena, Gustav Fischer.
13. KOCH, P. F. 1892. Fundatser og Bestemmelser vedrørende Vemmetofte. Kjøbenhavn.
14. NIELSEN, J. A. 1926. Fra norske Fyrreskove. Det forstl. Forsøgsv. i Danmark. VIII. (Avec résumé en anglais.)
15. OPPERMANN, A. 1908. Vrange Bøge i det nordøstl. Sjæll. Det forstl. Forsøgsv. II.
16. — 1909 a. Arvelighedsforskningen i Skovbrugets Tjeneste. Tidsskrift for Skovvæsen.
17. — 1909 b. Renkbuchen in Dänemark. Centralblatt f. d. ges. Forstwesen.
18. — 1917—18. Skovene og Skovbruget i Danmark. København.
19. — 1922. Skovfyr i Midt- og Vestjylland. Det forstl. Forsøgsvæsen i Danmark VI. (Avec résumé en allemand.)
20. — 1923. Dyrkning af Lærk i Danmark. Det forstl. Forsøgsv. VII. (Avec résumé en anglais.)
21. — 1925. Nyere Principper i Skovdyrkningen. København.
22. — 1927. En Studierejse i Frankrig. Det forstl. Forsøgsv. IX. (Avec résumé en français.)
23. PRAM, H. F. 1775. Appendice. Om at plante Fyrre-Skove af Frøe. (Den rette Have-Dyrkning, af PETER LUNDBERG, oversat paa Dansk, København, 2 Opl. 1775.)
24. QVIST, A. 1926. Karpaterbøgen. Dansk Skovforenings Tidsskr.
25. SCHOTTE, G. 1917. Lärken och dess betydelse för svensk skogshushållning. Meddelanden från Statens Skogsförsöksanstalt H. 13—14. (Avec résumé en anglais.)
26. SCHREBER, D. G. 1755. Sammlung verschiedener Schriften. I. Halle.
27. WEGGE, P. 1925. Gamle Ege i Vemmetofte og Rosendal Skove. Dansk Skovforenings Tidsskrift.
28. v. ZANTHIER, H. D. 1778. Sammlungen verm. Abhandlungen. Berlin.

VERERBUNG VON SCHWARZEM PIGMENT BEI SILKYHÜHNERN

VON *CHR. WRIEDT*
SKI, NORWEGEN

DIE Silkyhühner zeichnen sich durch mehrere eigentümliche Charaktere aus. Einer derselben ist das eigentümliche schwarze Pigment, das sich in den mesoblastischen Membranen vorfindet. Dieser Charakter ist von BATESON und PUNNETT im Jahre 1911 eingehend untersucht worden. Die Kreuzungsanalyse wurde mit Silky und braunen Italienern gemacht. Das Resultat ihrer Analyse war, dass das schwarze Pigment bei Silky über den Mangel an schwarzem Pigment dominant ist. Ausserdem zeigte es sich, dass es bei den braunen Italienern einen geschlechtsgebundenen Faktor gab, der bewirkte, dass sich das schwarze Pigment nur als kleine einzelne Flecke in der Haut zeigte, während es hingegen in der Beinhaut voll entwickelt war.

Es wurden auch Kreuzungen von rosenkammigen, weissen Bantam mit Silky vorgenommen; hierbei ergab F_1 Dominanz für das schwarze Pigment, doch waren Kamm und Kinnlappen bei den Hähnen etwas röter als bei den Hühnern. F_2 wurde in diesem Fall nicht gezogen. Bei einer späteren Untersuchung fand PUNNETT, dass das gelbe Pigment bei den Italienern auf einem geschlechtsgebundenem Faktor beruhte, der über das schwarze Pigment in der Haut der Hamburger dominant war.

PUNNETT nahm nach diesen Resultaten an, dass es der Faktor für das gelbe Pigment bei den Italienern sei, der bewirkte dass das schwarze Silkypigment in den früheren Kreuzungsversuchen, die er zusammen mit BATESON vorgenommen hatte, nicht zur vollen Entwicklung kam

Bei Kreuzungsversuchen, die ich mit Silky vorgenommen habe, um andere Charaktere zu analysieren, habe ich auch einige Daten bekommen, die mit der Vermutung PUNNETT's übereinstimmen. Ich kreuzte Silky-Hahn mit Mille Fleurs Henne. Mille Fleurs haben helles grauliches Pigment in der Haut, ohne Spur von Gelb. F_1 dieser Kreuzung bestand aus 5 Hähnen und 9 Hennen. Alle hatten das schwarze Pigment der Silky. Die Hähne waren, wie bei BATESON und PUNNETT's rosenkammigen Bantamkreuzungen, etwas röter im Kamm und den

Kinnlappen als die Hühner. Unter 26 Individuen von F_2 waren 23 klar schwarzhäutig. Die Menge der schwarzen Pigmente variierte etwas, besonders bei den Hähnen, aber eine scharfe Klassengrenze zu ziehen, war nicht möglich. Es gab 3 Küchlein mit der Hautfarbe der Mille Fleurs und ohne schwarzes Pigment an den Beinhäuten. Dass das schwarze Pigment nicht zugegen war, wurde durch Obduktion konstatiert. Die Zahl der Küchlein ohne schwarzes Pigment sollte unter Voraussetzung eines Faktors 6,5 sein. Dieser Abweichung kann kein Gewicht beigelegt werden, da die Zahl der F_2-Küchlein so gering ist, dass sie innerhalb der gewöhnlichen Variationsweite fällt.

Der Versuch zeigt, dass das schwarze Pigment bei den Silky über das graue Pigment der Mille Fleurs dominant ist.

Ein F_1-Hahn von Silky × Mille Fleurs wurde mit einer braunen Italienerhenne gepaart. Von dieser Paarung fielen 9 Küchlein, 3 Hähne und 6 Hennen. Alle drei Hähne hatten das gelbe Pigment an Beinen, Schnabel und Haut. Sie wurden obduziert. 2 waren ohne schwarzes Pigment an den Beinhäuten, der dritte Hahn hatte gelbe Haut mit kleinen schwarzen Flecken auf der Schulter und an den Kniegelenken und schwarzes Pigment an den Beinhäuten.

Von den 6 Hühnern hatte keines Anzeichen gelben Pigmentes. 3 derselben hatten dasselbe schwarze Pigment wie F_1 von Silky × Mille Fleurs und die übrigen drei dieselbe graue Hautfarbe und graue Beine wie Mille Fleurs. 2 von ihnen wurden obduziert, und es fand sich keine Spur von schwarzem Pigment an den Beinhäuten.

Diese Daten zeigen trotz ihrer geringen Zahlen, dass es der geschlechtsgebundene Faktor für das gelbe Pigment ist, der bewirkt, dass in den Versuchen von BATESON und PUNNETT mit Kreuzung von Silky mit braunen Italienern, das schwarze Pigment bei den Silky nicht zur vollen Wirkung kam.

ZITIERTE LITERATUR.

1. BATESON, W. and PUNNETT, R. C. 1911. The Inheritance of the Peculiar Pigmentation of the Silky Fowl. Journal of Genetics I.
2. PUNNETT, R. C. 1923. Heredity in Poultry. London, Macmillan and Co.

A HETEROZYGOUS PHENOTYPE IN SHEPHERD'S-PURSE

BY *GEORGE H. SHULL*
PRINCETON UNIVERSITY

THE first Mendelian factors investigated in shepherd's-purse (*Bursa*) were a factor *A* which draws out the primary lobes of the leaves into relatively long sharp points and an independent *B* factor which divides the leaf by deep sinuses, usually reaching nearly or quite to the midrib. The *A* factor when associated with the *B* factor produces the form of rosette which I have called *heteris*, and when associated with *b* it gives *tenuis*. The recessive allelomorph, *a*, of the *A* factor, produces with *B* the form known as *rhomboidea*, and with *b* the double recessive type, *simplex* (see figure 1). These four forms of rosette are almost universally distributed throughout the temperate regions of the earth, the *heteris* type being the most frequent, and probably the most primitive. In most crosses between *heteris* or *tenuis*, and *rhomboidea* or *simplex*, the *A* factor has been completely dominant, or nearly so, over its recessive allelomorph, *a*; but occasionally, the heterozygotes have either resembled the recessive type or have shown a retardation of development of the normally dominant trait, so that an early census has shown an excess of the recessive phenotype, while the final census has given only slight deviations from the expected Mendelian ratio (SHULL 1911). There has been no case, however, in which this *A* factor has given a form which could be clearly distinguished as the heterozygous phenotype.

In February 1917, however, I observed in one of my pedigree cultures (No. 15528) a new type, a *heteris*-like form which I now call *heteroloba*, which differed from all previously observed *heteris* forms in having the primary lobes of the leaves long and tenuous, — as narrow or narrower proximally as distally (see figure 2). According to my records, which were made with exceptional care in this case, 64 *heteroloba* plants appeared among 124 F_1 plants from a cross between *B. orientalis*[1] *rhomboidea* and *B. Heegeri simplex*. The *rhomboidea*

[1] *Bursa orientalis* SHULL ined. is an undescribed species of shepherd's-purse widely distributed in eastern Asia. It is dwarfish with capsules wider than long.

component of this family, which was the sole expected phenotype, is shown in figure 3. As no *A* factor had been indicated by the cultural history of either parent, the occurrence of this very striking new type impressed me with unusual interest. While the possibility of some form of contamination naturally suggested itself, there was the difficulty that this peculiar form of »*heteris*» had not been seen in any previous culture. The occurrence of a 1 : 1 ratio of *heteroloba* and *rhomboidea* suggested at once that one of the parents, although of the recessive phenotype with respect to the *A* factor, was in reality an unsuspected heterozygote. The ancestry of the maternal parent, *B. orientalis*, was unknown, the seed from which it grew having been collected in nature at Singen, Korea, the previous year by a representative of the Department of Agriculture of the University of Sapporo, Japan, through the kindness of whose Director the seeds were received by the writer. The *B. Heegeri simplex* used as the pollen parent was a recessive segregate in the F_2 of a cross between *B. bursa-pastoris tenuis* and *B. Heegeri simplex*, of which both parents traced back through several intervening generations to an original cross between *B. Heegeri heteris* and *B. bursa-pastoris simplex* from Clarke County, Ohio. During this series of pedigree cultures, the *Heegeri* character was associated with an *A* factor during six of the eight generations involved (see figure 4), and it might not seem very strange to have the immediate *Heegeri* parent of the family in which *heteroloba* made its unexpected appearance, turn out to have been a *tenuis* with the elongation of the lobes so reduced that the heterozygote was erroneously classified as *simplex*. Such errors have been made occasionally in other cases. Against this explanation, however, is the fact that numerous crosses were made with this *B. Heegeri simplex* and in no other family among these crosses did an unexpected incidence of *A* lobing occur.

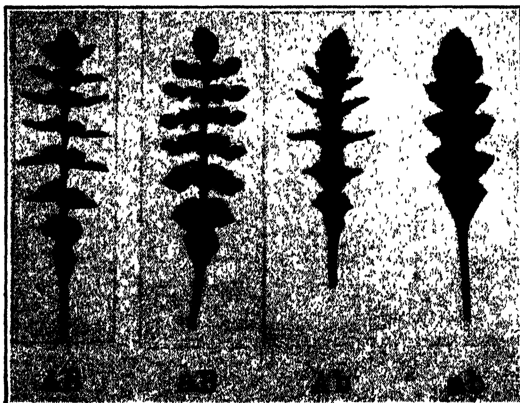


Fig. 1. A climax leaf of each of the four phenotypes presented in a single segregating family (15406) of shepherd's-purse (*Bursa bursa-pastoris*). From left to right these forms are: *heteris*, *rhomboidea*, *tenuis*, *simplex*.

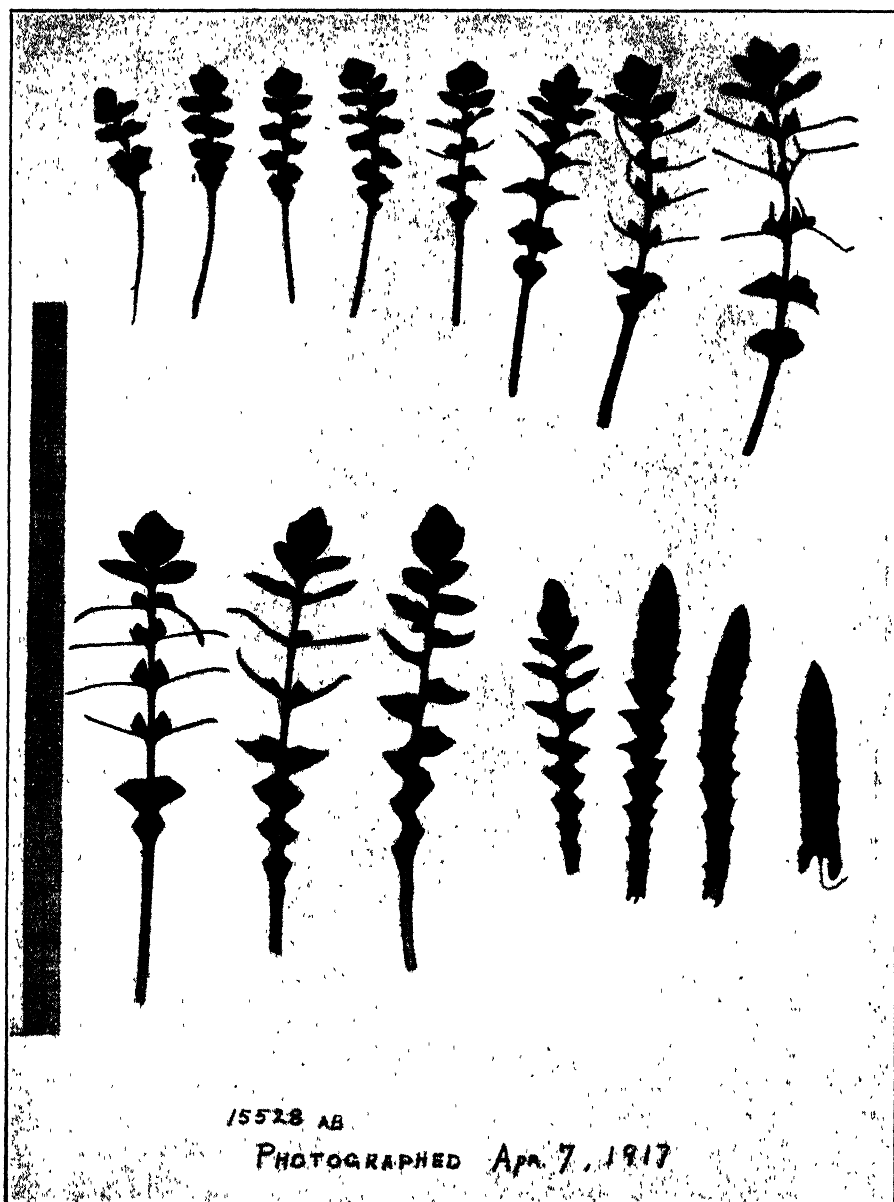


Fig. 2. A dissection of a *heteroloba* rosette from the family (15528) in which it made its first appearance. The earlier juvenile leaves are missing.

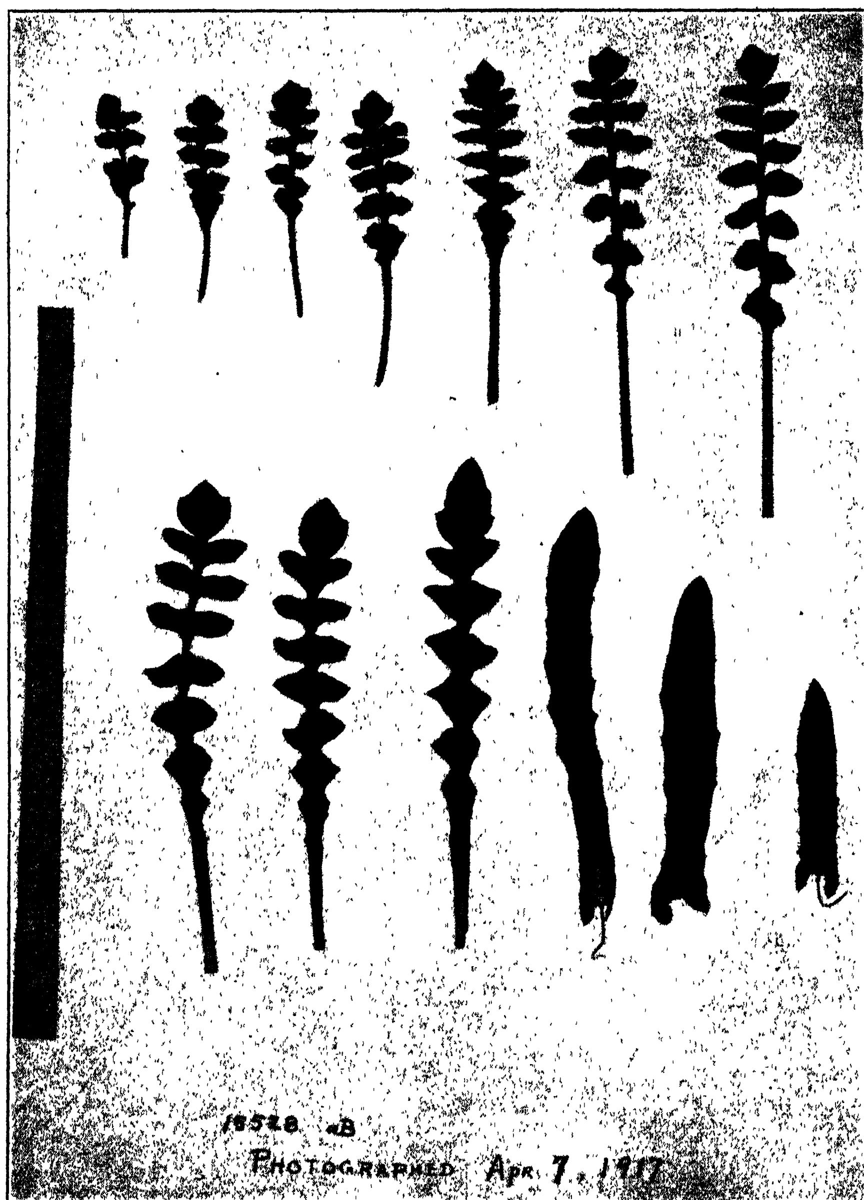


Fig. 3. A dissection of a *rhomboidea* rosette in family 15528, this being the only type expected in this family. Early juvenile leaves are wanting.

The family (14411) of *B. orientalis* which supplied the maternal parent of family 15528, was recorded as »all *rhomboidea*», but there is a confirmatory bit of evidence that the unsuspected heterozygosity with respect to the *heteroloba* factor occurred in this family; for another »*rhomboidea*» in the same family was crossed with *B. Viguieri,* a species which is characterized by *rhomboidea* rosettes, modified by a recessive inhibitor which nearly suppresses the characteristic *B*-lobing. The F_1 hybrids of this cross (family 15530) consisted of 49 *heteris* and 69 *rhomboidea.* It may be confidently assumed therefore that the *orientalis* parent of the family in which the *heteroloba* plants made their appearance was a heterozygote which had manifested only the recessive *rhomboidea* trait.

In the next generation (1918) there was a still further surprise, in the presentation of another new type so unlike any previously observed

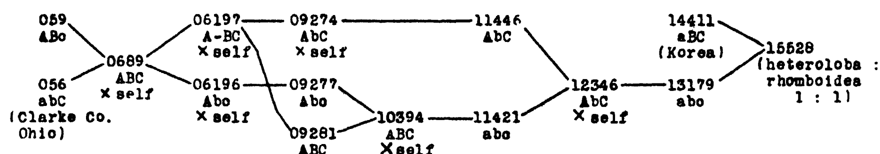


Fig. 4. Pedigree of family 15528 in which *heteroloba* made its unexpected appearance. The *Aa* and *Bb* are leaf-lobe factors whose significance may be deduced from fig. 1. The *Cc* factors relate to capsule form, the *C* representing the triangular capsule and *c* the round uninflated capsule of *B. Heegeri.* In the case of a cross, the female parent is always given above, the male parent below.

form that I had difficulty in properly relating it to the *heteroloba* type. This form, which has since been designated *tenuiloba* (figure 5) consists of an expansive rounded terminal lobe at the end of a nearly naked rachis which bears setaceous lateral lobes directed strongly apicad, in marked contrast to the lateral lobes of *heteroloba* which are divergent at a wide angle from the rachis. As *tenuiloba* had segregated from a supposedly dominant *heteroloba* form, it was at first assumed to represent a modified *tenuis*, and for a year or two there was some confusion of my notes due to this misconception, but extensive experiments with these forms soon made it clear that the *heteroloba* is usually a heterozygous phenotype of which *tenuiloba* has supplied one of the factors of the heterozygous pair.

If this assumption were invariably correct the *tenuiloba* form, which might then be represented by the formula *TT*, should always breed true, while *heteroloba* (*Tt*) should always split, yielding *tenuiloba* as one of the segregates.

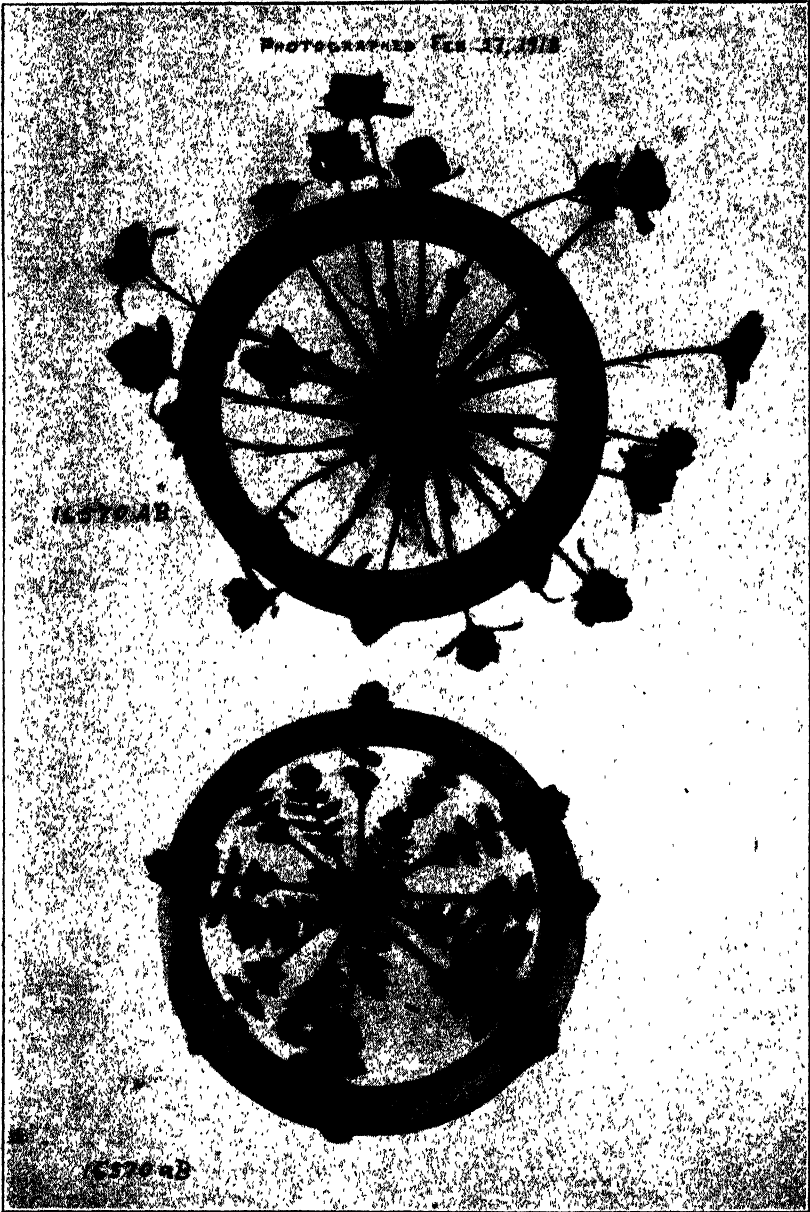


Fig. 5. The first appearance of *tenuiloba*, in family 16570, offspring of a self-fertilized *heteroloba*. Below is a *rhomboidea* rosette from the same family.

A consideration of the details in table 1 will show that such a formulation was tenable for a majority of the cultures, but that there have been exceptions which need further analysis.

The most interesting feature of table 1 is the contrast shown by families 18554, 18555, and 18557, in which the offspring of self-fertilized *tenuiloba* were all or almost all of the *heteroloba* phenotype, as compared with the remaining families which consisted of all or nearly

TABLE 1. *Progenies produced by self-fertilizing plants with tenuiloba rosettes.*

Pedigree numbers		Tenuiloba	Heteroloba	Other types
Grandparent	Parent			
16571	17454	39	—	—
17452	18363	320	1	1 *tenuis*
17452	18551	143	—	2 ?
17452	18552	154	—	-
17452	18553	59	—	—
17452	18554	—	49	—
17452	18555	1	24	—
17452	18556	57	—	—
17452	18557	—	53	-
19554	20539	34	2	—
20329	21354	57	—	—
21332	22409[1]	56	—	—
21491	22454	125	—	—
21491	22455	125	—	—
22334	23271	124	—	—
22405	23310	122	—	—
22405	23311	122	3	—
22405	23312	130	6	—

all *tenuiloba* with the occasional occurrence, in several families, however, of a small number of plants of *heteroloba*. One of the three *heteroloba* variants in family 23311 was selfed and gave a progeny (family 24385) consisting of 80 *tenuiloba* and 28 *heteroloba*. Such results as these I am still unable to completely account for, as they are in striking contrast with the results secured in later generations in breeding from *heteroloba*. It is not unlikely that the interplay of other factors modified the results in these earlier families, and a more

[1] Pollination unguarded.

thoroughgoing analysis should have been made in order to identify these other factors.

It seemed desirable as a first step in arriving at an understanding of the inherent nature of the *tenuiloba* and *heteroloba* forms, to begin with a study of a simpler case than that represented by my original crosses. To this end I made a series of cross-pollinations in March 1920 between a *tenuiloba* plant in family 18363 (see table 1) and a plant of family 18403 which had consisted solely of a striking form



Fig. 6. Climax leaves representing the three phenotypes which have made up all the progenies produced by self-fertilizing *heteroloba* derivatives from a cross between *tenuiloba* and *rhomboidea*.

of *rhomboidea* which has been designated »*pedicellata*». The F_1 family (19333) was grown the following autumn and consisted of 123 *heteroloba*, thus confirming the hypothesis that *heteroloba* is here a heterozygous construction comparable to the Blue Andalusian fowl or the pink-flowered *Mirabilis*.

The F_2 family (21491), grown in 1923, consisted of the three phenotypes shown in figure 6, in the ratio, 4 *tenuiloba* : 15 *heteroloba* : 6 *rhomboidea*. The homozygous *tenuiloba* and *rhomboidea* segregates from this new cross, have not been extensively investigated, but two of the four *tenuiloba* plants in family 21491 were selfed and these produced families 22454 and 22455 consisting solely of a total of 249

TABLE 2. *Families produced from self-fertilized heteroloba in a cross between tenuiloba and homozygous rhomboidea.*

Pedigree numbers		*Tenuiloba*	*Hetero-loba*	*Rhom-boidea*	Observer[1]
Grandparent	Parent				
19333	20406	12	32	54	
20406	21491	4	15	6	
21491	22445	27	63	33	
»	22446	30	59	35	
»	22447	21	65	39	
»	22448	20	73	30	
»	22449	31	60	34	
»	22450	29	56	40	
»	22451	47	51	25	
»	22452	33	61	29	
»	22453	19	53	51	
22445	23436	43	105	50	E. Kiedrowski
»	23437	39	105	61	D. H. Smith
»	23438	42	97	61	R. Wilson III
»	23439	52	97	51	A. J. Buist
»	23440	40	112	46	T. B. Russell
»	23441	47	108	69	S. S. S. Browne
»	23442	51	97	50	R. Richards
»	23443	48	94	56	C. E. Balfour
»	23444	48	81	59	
»	23445	44	106	50	H. B. Hillman
»	23446	29	81	58	O. E. Hubbard
»	23447	26	100	69	R. Post
»	23448	53	87	55	T. von Storch
»	23449	49	93	56	R. O. Wilson
»	Amherst 1925	8	20	9	H. H. Plough
22449	Amherst 1926 (1)	9	34	14	»
»	Amherst 1926 (2)	10	21	8	»
Totals		911	2026	1198	
Expected (1 : 2 : 1)		1033.75	2067.5	1033.75	

tenuiloba; while one *rhomboidea* in the same family was selfed and gave family 22444 consisting of 103 *rhomboidea* and none of any other type.

The *heteroloba* biotype was much more extensively studied, and all

[1] When observer is not mentioned the writer was responsible for classification and record.

the progenies of plants of this type derived from the new cross are given in table 2. It is seen that the results are fairly consistent, though the ratios show much more variation and wider deviations from the expected 1 : 2 : 1 ratio than can be properly attributed to errors of sampling.

Two other sources of error seem worthy of consideration: (a) The *heteroloba*, and still more strikingly the *tenuiloba*, plants represent a reduction of leaf surface, and it is not unreasonable to assume that there may be some differential elimination favorable to the *rhomboidea* type. There is no conspicuous difference, however, in the vigor of the three types, and it does not seem likely that differential elimination is a factor of considerable magnitude. (b) A comparison of figures 2 and 3 will show that *heteroloba* and *rhomboidea* are indistinguishable from each other in the early stages, and when classifications are made while the plants are comparatively young, the *rhomboidea* group is sure to contain some *heteroloba* plants which have not yet developed their distinctive lobing. The *tenuiloba* plants pass through a much briefer *rhomboidea* phase followed by a likewise brief *heteroloba* phase before the first characteristic *tenuiloba* leaves appear. All leaf-lobing in shepherd's-purse is more or less subject to reduction or suppression by unfavorable conditions of the environment, and unless the plants are well-grown the phenotypes having the lower grades of lobing will be augmented by as many plants belonging to higher grades, as have had their characteristic lobing suppressed. All such plants could be easily identified by breeding tests, but such tests have not yet been carried out in relation to this particular material.

Since the occurrence of such definite heterozygous constructions as *heteroloba* is rather infrequent, and the plants occupy small space, and develop their characteristic lobing in a space of time short enough to permit classification in less than ten weeks from the sowing of the seeds, it seemed to me that this form would have considerable pedagogical value, and I offered seeds several years ago (SHULL 1924) to any teacher who would introduce one or more cultures from selfed *heteroloba* into his laboratory course in genetics. Forty-six packets of seeds were sent to fourteen applicants, but somewhat to my surprise, only at Amherst were the results satisfactory. Success seems to have been modified in certain cases by too much heat in greenhouses, inadequate lighting or failure to reset the plants at the proper time from the seed-pans. It should be remembered by those who wish to grow shepherd's-purse for leaf-lobe characters that this is a cool-season plant, normally

passing the winter in the rosette stage, beginning its growth very early in the spring, and almost completely disappearing during the summer. About twenty years ago I tried carrying the cultures through the summer, but found that the summer plants usually bloomed and fruited with only the early juvenile unlobed leaves. As this behavior was disastrous for studies in leaf-lobing, I learned to limit my cultures to the period from late summer to early spring. It seems not unlikely that photoperiodism may be even more important than the question of temperature, but no experiments have yet been made to test this. At any rate, it seems necessary to conclude that the pedagogical usefulness of these forms is more limited than I had supposed, since those inexperienced in growing them may too easily fail to secure the desired results, through ignorance of the necessary technique. At Princeton, the students in genetics have been entirely successful with these forms, performing all the technical operations themselves, with only a slight amount of coaching, and the following through of living material has given them many valuable side-lights on genetical problems. If there are other teachers who would like to try the use of these forms in the teaching laboratory, I am still prepared to supply seeds for this purpose.

The more complicated crosses in which *tenuiloba* and *heteroloba* forms have been used and are being used, in order to determine the extent and nature of the modifying action of various other factors, are not yet ready for report and must be reserved for a later occasion. Particularly, the suggestion from the results presented in table 1 that *heteroloba*, although usually a heterozygous construction, may also be made a characteristic of a pure-breeding strain, is of particular interest in relation to the problem of establishing a pure-breeding strain of the Blue Andalusian fowl.

LITERATURE CITED.

1. SHULL, G. H. 1911. Defective inheritance-ratios in *Bursa* hybrids. Verh. naturf. Verein. Brünn 49: 157—168.
2. — 1924. To teachers of laboratory genetics. Science 60: 316—317, Oct. 3.

STUDIES ON THE SEXUALITY OF HOMOTHALLIC MUCORS

BY *NIELS NIELSEN*
COPENHAGEN

IN 1904 BLAKESLEE showed that a number of *Mucors* were heterothallic, i. e. there was a difference between + and — strains, these strains being of different sexes so that a + strain and a — strain formed zygospores when brought together, while two + strains or two — strains did not form any zygospores at all. It is possible that the + and — strains correspond to the male and female individuals in the higher plants; it was not possible, however, to identify the + or — strain with male or female plants. BLAKESLEE further showed that also in the homothallic *Mucors* a sexual differentiation exists. He showed that in a number of species a differentiation exists in the mycelium between + hyphæ and — hyphæ. A zygospore only resulted when a terminal and a lateral hypha came into contact. The terminal hypha represented the —, the lateral hypha the + strain. Hence the heterothallic *Mucors* correspond to monoeceous plants, the homothallic *Mucors* to dioeceous plants.

In an investigation into the sexuality of the *Mucors* BURGEFF (1924) stated some interesting facts about the sexuality in homothallic *Mucors*. BURGEFF investigated the two species *Absidia spinosa* and *Zygorhynchus exponens*; in these species BURGEFF found that the sex was able to change; thus + hyphæ were changed into — hyphæ.

As these findings seemed very interesting a renewed investigation of one of the species in question, *Absidia spinosa* was undertaken together with a study of another species, *Sporodinia grandis*. The latter species has already been investigated by several authors, mostly, however, from other points of view. BURGEFF has undertaken an investigation of the species, but not a very extensive one. This species has a special interest, since its morphology differs much from that of other *Mucors*.

I commenced my investigations in the Botanical Laboratory of the University of Copenhagen; they were finished in the Plantphysiological Laboratory of the Royal Agricultural Institution in Copenhagen. Parts

of the investigation were made during a stay at the University of Würzburg. I thank Professor OSTENFELD and Professor WEIS for their great interest in my work. I am specially indebted to Professor BURGEFF for his great interest and kind advice during my stay at Würzburg.

ABSIDIA SPINOSA.

BLAKESLEE (1915) investigated the sexual reproduction of this species. He showed that the copulation always took place between a terminal and a lateral hypha. When *Absidia* comes into contact with a heterothallic species the two species hybridize with each other in such a way that the + strain of the heterothallic species fuses with the terminal gametangium, the — strain with the lateral gametangium. The terminal gametangium is thus a — gametangium, and the lateral gametangium a + gametangium. These two gametangiums are of different shape and size, the terminal gametangium being the smaller, the lateral the larger. When two different zygophores come into contact, the lateral hypha of the one will copulate with the terminal of the other; terminals never fuse with terminals, nor laterals with laterals.

BURGEFF (1924) showed that when a lateral hypha does not encounter a terminal hypha the lateral hypha will become terminal itself and produce a new lateral branch (Fig. 1). In that case the former lateral hypha changed its sex too, viz. from + to —. This is shown by the fact that the first lateral hypha now is able to fuse with the second lateral branch, this being of different sex. Since the first terminal hypha is able to copulate with the second lateral one BURGEFF holds that the first lateral hypha has changed its sex from + to —. In *Absidia*, consequently, every terminal branch is a — branch, every lateral one a + branch. In *Zygorhynchus exponens* the same holds true. When the second lateral branch does not succeed in fusing with a partner, another lateral branch may be formed, and this process may be repeated.

The differentiation between + and — takes place in the following way. A hypha stops its growth, by which its terminal end becomes pointed. From the base of this hypha another arises; this hypha is more vigorous than the terminal one, and is not pointed. In most cases the lateral branch meets with the terminal branch and forms a zygospore. But often the lateral hypha does not reach the terminal

one. In that case the first lateral hypha assumes the shape of a terminal hypha, becomes pointed, stops its growth and forms a new lateral hypha. Between the first lateral hypha (β) and the second lateral hypha (γ) a copulation takes place in most cases (Fig. 1); more rarely between the terminal hypha (a) and the second lateral hypha (γ)

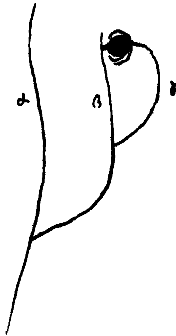


Fig. 1.

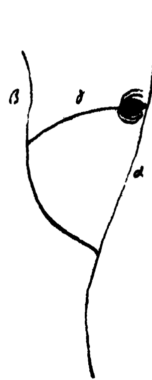


Fig. 2.

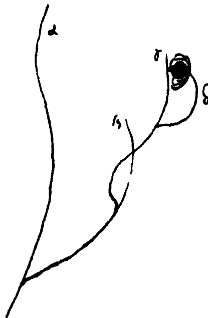


Fig. 3.

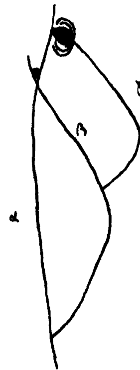


Fig. 4.

(Fig. 2). The reason for this is no doubt to be sought in the position of the hyphæ. If a copulation does not take place the second lateral hypha (γ) changes its shape, becomes pointed and stops its growth, and from the base of the hypha a third lateral hypha arises (δ). This lateral hypha (δ) is able to fuse with the former lateral hyphæ (Fig. 3) and with the terminal hypha (a). In most cases the last lateral hypha will copulate with the former lateral hypha (γ). This repeated

branching may continue until a copulation takes place., I have never observed the development of more than four lateral branches, and this but once; in this case the latest lateral hypha fused with the preceding lateral hypha (δ).

It should also be said that in general only one zygospore is formed on each zygophore; in some cases, however, two zygospores are formed. BURGEFF remarks that in such a case one of them is abortive. I have generally — in conformity with BURGEFF — found one — probably the second one — abortive. In a few cases, however, the two zygospores have both been found to be fully developed. In the case of zygophores carrying but one zygospore it also appears that this zygospore is abortive. The reason why one zygospore is abortive, when the zygophore carries two zygospores is no doubt that the forming of a zygospore requires so much food that in most cases the zygospore formed later will not be able to develop. The development of two zygospores on one zygophore has great theoretical interest, as will be seen later.

BURGEFF explains these facts in the way that the terminal hypha at the beginning is a — hypha, while the first lateral hypha is a + hypha. When a second lateral hypha is formed the copulation of this hypha with the terminal one indicates that this hypha is a + hypha. The fact that the second lateral hypha is able to fuse with the first lateral hypha indicates that this hypha has changed its sex from + to —. Consequently BURGEFF holds that every lateral hypha is a + hypha, and that this hypha changes into a — hypha — becoming terminal itself by producing a new lateral hypha — when copulation fails. BURGEFF writes: »Je nachdem gibt es eine Zygote oder wieder einen terminal werdenen Zweig, der seinerseits wieder einem lateralen erzeugt. Der + Ast, die laterale Hyphe, geht also bei Nichtkontakt in einen — Ast über». »Es steht somit soviel fest, dass jeder laterale Zweig aus dem + in das — Geschlecht umschlagen kann, falls er nicht zum Kontakt kommt.»

BURGEFF further thinks that between the + and the — stages there must be an indifferent stage in which the hypha (β) is unable to react either with the terminal hypha (α) or with the new lateral hypha (γ): »Zwischen dem Zustand der + und der — Differenzierung muss eine Phase der Indifferenz eingeschoben sein, während derer ein Kontakt mit dem Terminalast ohne Ergebnis verlaufen musste. Hier lässt sich indessen wohl infolge der Seltenheit der Fälle nichts nachweisen».

However, it is open to question whether BURGEFF'S explanation is the only possible one, and it is also questionable, whether his explanation is correct. During my study facts have been brought to light which are incompatible with the explanation given by BURGEFF.

The fact that a single zygophore is able to form more than one zygospore seems to be inconsistent with BURGEFF'S theory. As stated above two zygospores are formed in some cases, one between a and γ, the other between a and β (Fig. 4). Either the zygospore between a and β is first formed and later on the lateral hypha (β) has developed a second lateral hypha (γ), or the lateral hypha (β) has first formed a new lateral hypha (γ) and then copulated with the terminal hypha (a). These two facts are both at variance with BURGEFF'S theory. As the formation of two zygospores on one zygophore only occurs now and then, and since but few such cases can be investigated as it is necessary that the zygospore is situated in such a manner that it may be made the object of a microscopical examination, it will no doubt be understood that the possibilities of examining this process are very limited. In fact, I have not been able to follow the whole development of the zygospores in the zygophores with two zygospores, but I have been able to examine the latest stage in the development. In the cases in which a zygophore carried two fully developed zygospores a minute microscopical examination was impossible. In all cases the fully developed zygospore was formed between a and γ, the abortive one between a and β. It seems most natural to assume that the abortive zygospore is the later formed and that in most cases the nutriment has been absorbed by the first zygospore; it may then be presumed that the zygospore between a and γ is formed before the formation of the zygospore between a and β. In that case the second lateral hypha cannot have changed its sex as BURGEFF surmises. If BURGEFF'S theory is correct, only the latest lateral hypha will be able to react with two hyphæ. However, I have never found that the latest lateral hypha copulates with two other hyphæ, but the first lateral hypha (β) has been found to fuse both with the terminal hypha (a) and with the second lateral hypha (γ). Accordingly we may assume that the first lateral and the terminal hyphæ are still of different sexes while reacting with one another; hence the change of sex presumed by BURGEFF cannot be correct. On the other hand, the fact that the second lateral hypha is able to copulate with the first lateral hypha shows that the two lateral hyphæ are of different sexes. Therefore it seems necessary to presume that β is of opposite sex both to a and γ. One may hold

that α and γ are —, β being +. In that case no change of sex in the hypha takes place.

However, this explanation is not a very natural one. In other zygophores it has been ascertained that α copulates with γ; thus α and γ must be of different sexes. If the sexuality is of the same kind in all zygophores, as is presumed, the first lateral hyphæ cannot be unisexual, since they are able to copulate both with α and γ, which latter are able to copulate with one another. The only natural explanation seems to be that the hypha contains both + and —. This theory is opposed by the fact ascertained by BLAKESLEE and corroborated by BURGEFF and myself that the terminal hypha always fuses with a lateral hypha. But it is possible that this tendency results from another cause, so that a terminal and a lateral hypha have a tendency to copulate even if no sexual difference exists. It is also possible that the hyphæ at first are unisexual turning bisexual at a later stage. This seems to be the most natural explanation. It is impossible to say whether or not the terminal hypha turns bisexual. When a great number of zygophores are examined, it is possible that a stage may be found, in which two terminal hyphæ copulate. Such a stage has not yet been found.

That the abortive zygospore between α and β should have been first formed, β then forming a new lateral hypha γ, seems very unlikely. In one case I have observed that the abortive zygospore developed somewhat while examined under the microscope; the zygospore between α and γ was already fully developed. It is very improbable that in this case the zygospore between α and β had been formed before the zygospore between α and γ, since the arrest of growth did not take place until after the other zygospore had been fully developed. The position of the hyphæ made it also probable that the terminal hypha (α) and the first lateral hypha (β) do not meet until the zygospore between the second lateral hypha (γ) and the terminal hypha (α) by its growth has pressed α and β towards one another.

The assumption that the hyphæ are bisexual, at any rate at a later stage, seems to be the only natural explanation. Whether the hyphæ are unisexual or bisexual at the very beginning is not possible to decide. If the hyphæ are unisexual at the beginning, which perhaps seems most likely, it then seems more natural to suppose that the hyphæ grow bisexual, instead of assuming that the hyphæ change their sex.

SPORODINIA GRANDIS.

The zygospore formation in *Sporodinia* has been investigated by several authors, especially by VAN TIEGHEM, KLEBS and FALCK. In these investigations, however, no consideration was taken to a possible sexual differentiation in the hyphæ. BURGEFF (1924) in his work briefly mentions *Sporodinia* and brings to light various facts which are inconsistent with former investigations. The investigation by BURGEFF is not exhaustive and I have therefore made a renewed study of the species.

Sporodinia is especially interesting, being the only dichotomous form among the *Mucors*. Both the sporangiophores and the zygophores are dichotomously branched. The zygospores are in most cases formed between two branches belonging to the same zygophore. If a differentiation between + and — hyphæ exists, it is a question in what manner this differentiation takes place. The object of my investigation has been to follow up this question.

The formation of the zygophores takes place in such a way that a hypha stops its growth and forms two or three branches. As stated by BURGEFF this branching is really dichotomical. These branches then again form two branches, and so on. The dichotomous branching is often rendered indistinct by the unequal development of the two branches of the same order; as a rule, one of the two or three branches formed by the first branching of the zygophore is much stronger than the others. One of the branches originating from this stronger branch is likewise more strongly developed, and this continues in several branch generations. In this way the branching becomes seemingly monopodial. A microscopical examination of the development, however, shows that the branches are formed in a truly dichotomical way (BURGEFF). Between the youngest generations of branches no difference in development has been ascertained. The latest branches are long and thin functioning as hydathodes as ascertained by BURGEFF. The more strongly developed hyphæ often form more generations of branches than the weaker hyphæ.

The number of zygospores formed by one zygophore is but small. Earlier investigators mention a great number of zygospores. This is absolutely wrong, as pointed out by VAN TIEGHEM and FALCK. During my investigations I generally found one or two zygospores; only in few cases did I find more than two zygospores.

If a difference exists between + and — hyphæ, as in other homo-

thallic *Mucors*, it might be expected that a copulation only would take place between special hyphæ. Thus I have examined a great number of zygophores microscopically in order to find out between which hyphæ a copulation takes place. Most authors state that a fusion takes place between two hyphæ, which are formed by the same hypha. This is really very rare, as stated by BURGEFF. I myself have but in few cases observed this. In order to ascertain between which hyphæ the copulation takes place, I have examined the zygophores microscopically. Now one might think that the different generations of branches alternated, i. e. that the hyphæ belonging to the 1′, 3′, 5′ generation were + or —, the hyphæ belonging to the 2′, 4′, 6′ generation etc. were — or +. From my investigation it appeared that a fusion took place between two hyphæ belonging to the same generation of branches, as well as between hyphæ belonging to different generations. A differentiation cannot therefore originate in this manner. Nor is any differentiation reached in the way that the two first formed hyphæ are of different sexes, later exclusively forming + and — branches respectively. This is impossible since two hyphæ originating from the same hypha and belonging to a later generation copulate. No natural theory based on the difference between hyphæ and supported by their different position thus seems possible. Furthermore, I have observed that the primary hypha of the zygophore is able to copulate with one of the branches. This I have observed in very few cases, viz. in two. It is not difficult to understand since only under special circumstances a fusion between main axis and branch might take place. I have only found this type of copulation in zygophores which were bent as an arc or spiral. In normally developed zygophores contact between primary hyphæ and branches is impossible.

It is possible that a sexual difference exists between hyphæ of different age regardless of their position on the hyphæ. I have not succeeded in ascertaining any connection between age and sexuality. Hyphæ of the same age, as well as hyphæ of different age, copulate with one another. Nor did I succeed in ascertaining any connection between the part of the hypha (base, middle or end) and sexuality. Nor was any difference seen between the hyphæ which descended from the greater primary branch and the hyphæ which descended from the weaker branch, or between the stronger and weaker branches.

Hence all attempts to ascertain a differentiation between + and — hyphæ failed. However, we are not on that account entitled to infer that no differentiation in + and — hyphæ is present; it is possible

that a differentiation exists, which does not express itself morphologically. But it is also possible that the zygophore hyphæ lack sex differentiation altogether, so that the hyphæ are able to fuse with one another without any difficulty. BURGEFF says that if the copulating hyphæ in *Sporodinia* were not only morphologically but also physiologically uniform, there cannot exist an actual sexuality in *Sporodinia.* This assumption is not necessary. Between two hyphæ which are both morphologically and physiologically uniform a true sexual process, nevertheless, may take place. It must be assumed that the copulating gametes are of opposite sex, but the hyphæ forming the gametes need not be of opposite sex. The fact that the primary hypha is able to fuse with a branch seems to support this opinion.

Thus a difference between + and — hyphæ has not been ascertained in *Sporodinia*, but it is possible, nevertheless, that a difference exists. It is further possible that when contrasted with a heterothallic *Mucor*, with which *Sporodinia* is able to react, an answer to the question may be had, an investigation not yet undertaken. However, it seems most natural that the reacting hyphæ in *Sporodinia* are bisexual and not differentiated in + and — hyphæ. This is also, as seen, in conformity with the results of the study of *Absidia spinosa*, in which reaction between bisexual hyphæ was recorded.

LITERATURE CITED.

1. BLAKESLEE, A. FR. 1904. Sexual reproduction in the Mucorineæ. Proc. Am. Acad. Vol. 40.
2. — 1915. Sexual reaction between hermaphroditic and dioecious Mucors. Biological Bulletin. Vol. 29.
3. BURGEFF, H. 1924. Untersuchungen über Sexualität und Parasitismus bei Mucorineen I. Gustav Fischer. Jena.
4. FALCK, R. 1901. Die Bedingungen und die Bedeutung der Zygotenbildung bei *Sporodinia grandis*. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. Vol. 8.
5. KLEBS, G. 1898. Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. *Sporodinia grandis*. Jahrb. wiss. Bot. Vol. 32.
6. VAN TIEGHEM. 1875. Nouvelles recherches sur les Mucorinées. Ann. Sc. nat. Sér. VI. Vol. 1.

NON-MENDELIAN INHERITANCE IN VIOLA

BY *J. CLAUSEN*
GENETIC LABORATORY OF THE ROYAL VETERINARY AND AGRICULTURAL COLLEGE, COPENHAGEN

IN a previous work (CLAUSEN 1926) I have dealt with the mode of inheritance of a great number of characters following the Mendelian laws, in the sense that the genes determining such characters must be supposed to be localised in the chromosomes. True, disturbances in the distribution mechanism of the chromosomes may in several cases occasion considerable divergence from the theoretical Mendelian values; I find nevertheless, that the inheritance of these characters should be classed as »modified Mendelian inheritance». I would, indeed, suggest that the term *Mendelian inheritance* in its widest sense should be employed for all cases *where it is the mode of distribution of the chromosomes which determines the segregation,* as we have, in the mode of distribution of the chromosomes in the heterotypical division, just that mechanism which fulfils the conditions formulated by MENDEL as the rules for segregation. By the term *Non-Mendelian inheritance* then, I understand *a mode of inheritance not due to chromosome mechanism.* I shall in the following pages deal with two cases of *Viola,* of which the first one at least comes under this category. In the second instance, the gene (or genes) in question may doubtless be associated with a chromosome, but it undergoes evidently fairly frequent alterations, obscuring the regular Mendelian segregation; and as one of the first conditions of regular segregation is precisely the *constancy of the genes,* I consider that this case should also be included among the exceptions.

I. INHERITANCE OF VARIEGATION IN LEAVES.

KRISTOFFERSON (1923) notes an instance of variegation in *Viola*; as it would seem, *Viola arvensis.* Green × variegated gave a green F_1, and in F_2, 3 green : 1 variegated. The reciprocal crossing appeared to give 15 green : 1 variegated, but this was due, in KRISTOFFERSON'S opinion, to the fact that the variegated had in this case been suppressed by competition.

In my cultures, variegated plants appeared three times, but these

do not answer to KRISTOFFERSON's description, and I must therefore suppose that this is quite a different kind of variegation from that occurring in his material, which appears to be due to the fact that the palisade tissue dies off in certain places, just as in some of my »sterile» types (1926, Fig. 54, p. 88).

In the cases of variegation which I have observed in *Viola*, the palisade tissue was present throughout, and leaves and stems were of the normal form. The variegation consisted in there being, here and there, only leucoplasts present in the tissue which should otherwise have constituted the green tissue (Fig. 1). There were altogether not so many plastids in the white cells as in the green. Macroscopically, the phenomenon appears as shown in Fig. 2; the light portions are yellowish white, not aurea, and are irregularly distributed. Whole sectors may be white or green, and the corresponding parts of the stem are white or green. Entirely green sectors are, however, more frequent than entirely white. The type should be designated as *albo-maculata.*

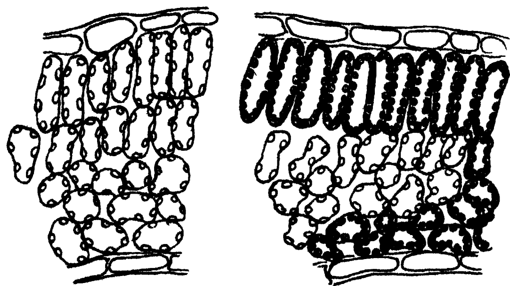


Fig. 1. Cross sections of variegated leaf. Green chromatophores are drawn dark. Left: white part; right: the outer layers are green, the inner white.

The first variegated plant occurred in V. 574 = F_2 of *V. tricolor maritima violacea* × V. *tricolor alba* (1926, Cross II, p. 16). This was the only variegated plant found among 467 individuals constituting F_2. The variegated plant, V. 574—1, had a pure green and a variegated sector, and strict self-pollination was employed, each flower being pollinated only with its own pollen. The needle used for pollination was carefully cleaned after use for each flower. The seeds from the different branches were gathered and sown separately, with the result shown in Table 1.

From each of the first four branches, abt. 50 seeds were gathered; from branch no. 5 abt. 75, and from branch no. 6 abt. 60. No pure white plants were observed in the sowing bowls, but there was a very great difference in the degree of variegation. Two of the four plants in V. 716 especially were almost entirely white, and very weak; they died, indeed, before flowering. In V. 718, also, the variegated plants were very highly variegated.

TABLE 1. *Segregation of V. 574—1, self-pollinated.*

branch no. colour of leaves no. of sowing	1 varieg. V. 716	2 varieg. V. 717	3 varieg. V. 718	4 varieg. V. 719	5 green V. 720	6 green V. 721	Total
green	0	23	8	25	39	39	134
variegated..................	4	3	18	9	0	0	34
Total	4	26	26	34	39	39	168

These sowings already showed that 1) the green branches yielded only green plants, 2) the variegated branches yielded both variegated and green plants, and 3) the numerical proportion between green and variegated varied greatly from one branch to another, answering not at all to the Mendelian values.

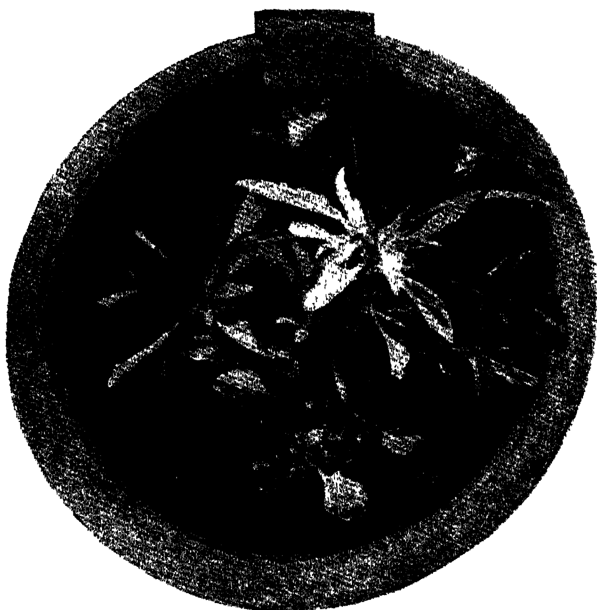


Fig. 2. Two strongly variegated plants of V. 896, *arvensis.* The top of the main shoot of the large plant is altogether white.

From V. 719 again, three plants were taken, one green and two variegated, for strict self-pollination. One of the variegated had a green sector, and was divided on sowing out according to degree of variegation. The seeds of this plant showed, however, very poor germinating capacity; seeds from highly variegated and quite white shoots germinate altogether very poorly, being ill-nourished and therefore often empty. Table 2 shows the result of this segregation.

Here again no entirely white plants were observed. The green sector, as well as the segregated green plant, was also constant here, while the variegated sectors and the variegated plant exhibited segrega-

TABLE 2. *Segregation of three plants from V. 719*

the mother plant — no.	V. 719—1	V. 719—2					V. 719—3
leaf colour	varieg.	green sector	faintly varieg.	varieg.	rather strongly variegated	strongly varieg.	green
no. of sowing	V. 887	V. 888	V. 889	V. 890	V. 891	V. 892	V. 893
green	62	15	—	4	1	—	56
variegated ...	43	—	2	4	—	3	--
Total	105	15	2	8	1	3	56

tion, and there was no visible effect of selection as regards degree of variegation, but the number of plants, of course, was very small.

The next variegated plant I found was a *Viola arvensis.* Whether it originated from one of my cultures I do not know; it grew, at any rate, as a weed on the experimental ground. It was self-pollinated and sown out in batches as usual. I found, *inter alia,* an entirely white sector in this plant, but it yielded only empty seeds. Table 3 shows the result here:

TABLE 3. *Variegated V. arvensis, self-pollinated.*

the mother branch	faintly variegated	variegated capsule	strongly variegated	very strongly variegated	Total
no. of sowing	V. 897	V. 895	V. 896	V. 898	
green	25	11	4	107	147
variegated ...	54	5	8	19	86
Total	79	16	12	126	233

In this case also, the numerical values show great variation, and there is absolutely no evidence of selection to be seen. The very highly variegated branch V. 898 in particular did not yield any remarkable number of variegated plants. But as shown in Fig. 1, the green and white parts might very well be distributed as in periclinal chimæras, and we cannot therefore, from the external appearance of a plant, draw any conclusions as to the constitution of that layer from which the reproduction cells arise. Two variegated plants of V. 896 are shown in Fig. 2.

The third case of variegation occurred in species cross No. XI: *tricolor violacea* × *arvensis* in F_4, V. 760, where two out of 99 plants had variegated leaves. The type of leaf-variegation was precisely as in the two previous cases. Only one of these plants yielded seeds capable

of germination after self-pollination. From these seeds, 10 green and 5 variegated plants were produced. No white plants were observed.

The three cases of variegation mentioned resemble one another in that green and variegated plants appeared after sowing seeds from variegated branches, and that no white plants were observed among the offspring. Furthermore, there was, genetically speaking, a difference observable between the green and the variegated branches. It is thus most natural to assume that the distribution of the plastids constitutes the mechanism which determines segregation (WINGE 1919). This is the only way in which we can imagine vegetative segregation to take place; in the course of growth cells or cell groups arise in which all the plastids are normal, and other cells in which all plastids are white. On green branches, then, the reproduction cells would obtain only green plastids; flowers from the white portions of the plant would give only gametes with colourless plastids, whereas in the variegated portions of the plants, gametes may be formed having both green and white plastids. If green meets green, we get green plants; green × white gives variegated, and white × white should produce white plants. Despite deliberate inspection at an early stage (on the appearance of the first and second leaves proper) I have never observed *entirely* white plants in these sowings; this, however, may possibly be due to the fact that seeds from the white portions are ill-nourished, and therefore incapable of germination. Possibly the white plants die off so early that I was not able to observe them. At any rate, there were some plants that were *almost* entirely white; these, however, I did not succeed in keeping alive.

The appearance of the variegated *Viola* is not in the least like that of BAUR'S *zz* plants (BAUR 1924, p. 148), in which *Zz* portions are constantly being formed. I therefore do not think that the present case is due to the same conditions. Otherwise, it would explain the absence of entirely white plants. Owing to the chimæra-like character of the plants altogether — *which is repeated on self-pollination* — it is also impossible to suppose that this should be a case of heredity determined by genes localised in the chromosomes. Finally, the fact that green plants are segregated argues against the view that this should be a case of plasmatic inheritance (WINGE 1919, p. 13—14).

Other cases of *albomaculatio*, where it must be supposed that the distribution of plastids is responsible for the segregation, have been described by CORRENS (1908: *Mirabilis*, and 1922: *Stellaria, Senecio, Taraxacum* and *Hieracium*), BAUR (1909: *Pelargonium* and 1911:

Antirrhinum), GREGORY (1915: *Primula*), ANDERSON (1923: *Zea Mays*) and CHITTENDEN (1925: *Hydrangea*). In most cases, the disposition to variegation is transmitted only from the mother; in *Pelargonium* from both sexes. How it is transmitted in *Viola* I have not yet been able to ascertain.

II. INHERITANCE IN THE SEMI-STERILE TYPES.

I have previously, (1926, p. 87—92) referred to the more or less sterile types segregated after crossing of *V. tricolor* × *arvensis*. There

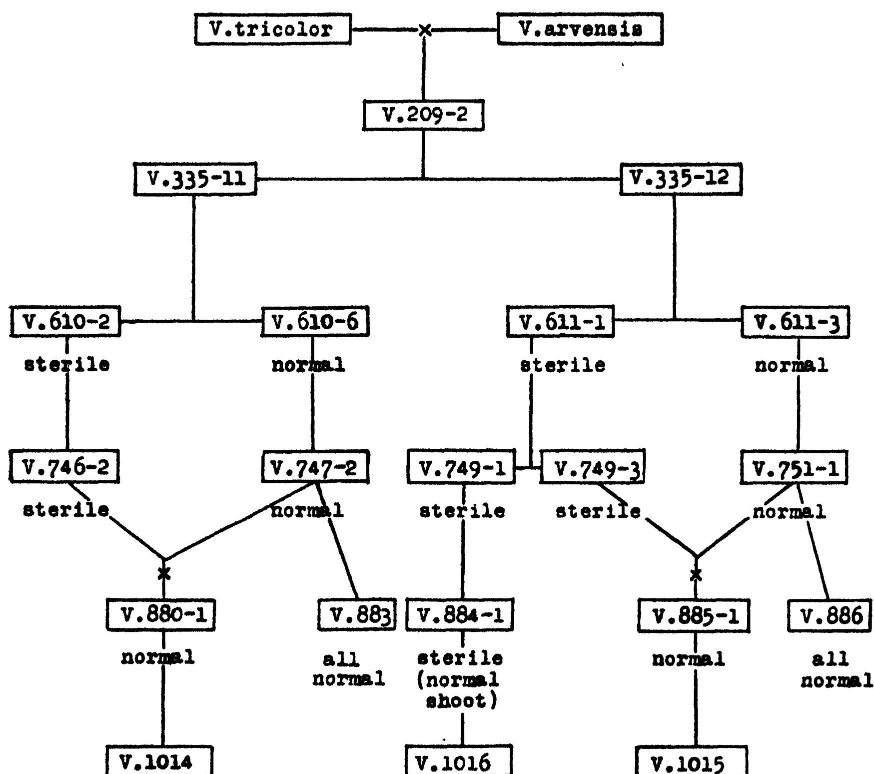


Fig. 3. Pedigree of crosses »sterile» × normal.

is, as noted, nothing to suggest that the sterility should be due to cytological disturbances, as most of the »sterile» types are regular — indeed, very regular — in their divisions. Figs. 79—80, 84—85, 87—90 and 101—102 in my 1926 paper show the cytological conditions in several of these types. They are segregated in very small numbers — bet-

ween 1 out of 16 and 1 out of 64 in some sowings — but it does not appear to be a regular Mendelian segregation. They were recognisable already at the rosette stage, the leaves being spatulate and entire, as shown on the left of Fig. 4. The plants were not always entirely sterile, as some of the types flowered, though but faintly; such flowers, however, yielded practically no pollen, so that self-pollination was generally a failure. One could occasionally get some 15—20 plants after self-pollination, and I once got as many as 75, but these 75 were all perfectly sterile, and did not even flower. As a rule »sterile» plants, when self-pollinated, yielded only »sterile» offspring; I did, however, two or three times find a few normal plants among the sowings from these plants. As »sterile» was evidently a highly recessive character, I presumed that these few normals among the sterile plants were due to alien pollen. For I had to use every available means of getting seeds from the sterile types, as they were so hard to reproduce, and I could not therefore always take the same precautions against alien pollination as with the other plants. At first, I removed these normal plants, as being alien intruders. Later, however, there also appeared normal plants in sowings where I knew that alien pollination was out of the question, as for instance, in V. 745 (1926, Table 70, p. 90) where there were 14 sterile + 2 normal in the sowing from V. 610—2. In V. 749 on the other hand, all the plants were of the sterile type (18 in all).

The few flowers produced by the »sterile» plants formed quite good capsules in the open air, and I gathered a considerable number of capsules from uncontrolled pollination. These yielded in practically every case exclusively normal plants, produced no doubt by alien pollination, the flowers of sterile plants being, as already mentioned, practically sterile as to pollen. It seemed evident then that the »sterile» type was recessive as against »normal». Table 4 gives a survey of a number of these sowings. All the mother plants were »sterile».

The table shows that self-pollinated »sterile» plants are as a rule constant when sown out. Exceptions are V. 745, V. 882 and especially V. 1016, where only 1 out of 30 plants was sterile, and this one died before it could be planted out. In this case, however, the seeds were gathered from a shoot entirely normal in appearance, growing on the sterile plant V. 884—1, as it was impossible to procure seeds from altogether sterile shoots.

The »sterile» plants pollinated without control yielded, when growing in the open, for the most part fully normal and fertile plants

as a result of cross pollination. Only in V. 744 and V. 746 were there sterile plants — one in the former case, two in the latter — presumably arising from self-pollination. Controlled cross pollination of »sterile» plants yielded in all cases exclusively normal plants in F_1, as with V. 880, V. 881 and V. 885. V. 748—2, when self-pollinated, gave both sterile and normal plants in V. 882, and the cross in question (V. 881) was therefore discarded. In V. 880, there was only one fairly strong plant which produced any noteworthy quantity of seed. From this, and the solitary plant in V. 885, F_2 was produced.

TABLE 4. *Offspring of »sterile» plants.*

no. of mother plant	pollination.	number of seeds	sown as no.	number of plants		Total
				sterile	normal	
V. 335—4	self-poll.	4	V. 604	2	--	2
V. 569—4	self-poll. uncontrolled	abt. 100 abt. 20	V. 722 V. 723	75 --	— abt. 15	75 abt. 15
V. 599—3	uncontroll.	8	V. 732	—	1	1
V. 610—1	uncontroll.	abt. 115	V. 744	1	57	58
V. 610—2	self-poll. uncontroll.	abt. 25 abt. 65	V. 745 V. 746	14 2	2 28	16 30
V. 611—1	self-poll. uncontroll.	abt. 70 13	V. 749 V. 750	18 —	— 7	18 7
V. 746—2	× normal	8	V. 880	—	4	4
V. 748—2	self-poll. × normal	abt. 30 22	V. 882 V. 881	× —	× abt. 10	abt. 15 abt. 10
V. 749—1	self-poll.	20	V. 884	16 [1]	—	16
V. 749—3	× normal	6	V. 885	—	1	1
V. 884—1 (normal shoot)	self-poll.	abt. 75	V. 1016	1	29	30

Fig. 3 shows the pedigree of the crossings. The two crossings were V. 746—2 × V. 747—2 and V. 749—3 × V. 751—1. As will be seen, the crossed plants were in both cases very closely related. In both cases, also, the normal plant was used as the pollen plant. The plants were derived from F_4 of the species cross, where conditions are fairly normal. The two normal plants used for the crossing were both derived from sowings found constant, V. 747 consisting of 121 plants,

[1] One plant had a fully normal shoot (V. 884—1).

all normal, and V. 751 of 54, likewise all normal; all the plants in V. 883 and V. 886 were also normal. As regards the cytological conditions, V. 610—2 and V. 610—6, from which V. 746 and V. 747 were derived, both had $2n = 14 + 14$ chromosomes. V. 749—3 had, as far as could be seen, also $2n = 14 + 14$, but in the case of V. 751—1 it was impossible to determine the chromosome number with certainty; it had at any rate a similar number, and the divisions looked quite regular, as in the other three. In order to save flowers F_1 was not fixed, but from its ancestry, there was no reason to look for irregularities here.

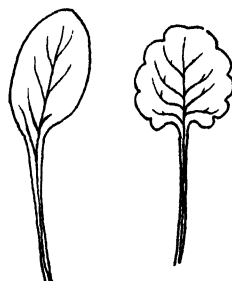


Fig. 4. Left: rosette leaf of sterile plant of V. 884; right: rosette leaf of normal plant V. 885—1.

Fig. 4 shows rosette leaves of a sterile plant of V. 884 (left) and of F_1 V. 885 (right). It will be noticed that there is a marked difference in shape; also, that F_1 is entirely normal. V. 880 and all spontaneous F_1, as well as all regressions, had leaves of exactly the same shape as in V. 885. Fig. 5 is a corresponding photo of a sterile, faintly flowering plant of V. 884, Fig. 6 of V. 885—1, typical of all F_1 plants. It will be noticed that it is strong and richly flowering as compared with the »sterile» mother type. The two photographs are both reproduced on the same scale.

F_2 gave a surprising result, as will be seen from Table 5, where it appears that while one sowing, with the smaller number of plants,

TABLE 5. F_2 *of »sterile»* $\times$ *normal.*

no. of sowing	number of seeds	number of plants		Total
		normal	sterile	
V. 1014	abt. 200	67	2	69
V. 1015	abt. 600	423	0	423

segregated two sterile (which, however, died before being planted out), the other, with 423, yielded not a single sterile plant, though these were sought for at a very early stage, and can thus hardly have died beforehand.

The lack of segregation in V. 1015 is doubtless connected with the fact that normal gametes are occasionally formed on »sterile» plants, and that practically normal sectors can sometimes occur in sterile plants, where most of the gametes are normal (cf. V. 1016, Table 4). The

sterile plants thus behave, at times, like chimæras, as do the variegated plants, yet with a difference in that the normal shoots and normal gametes are far more rare in the sterile plants than green shoots and normal gametes are in the variegated ones.

The phenomenon may doubtless be regarded as a parallel to the vegetative regressions in *Antirrhinum* which give rise to the formation of purely red-flowering shoots in *rubrostriata* plants (BAUR 1924, p. 126), of normal shoots in *globifera* plants (l. c. p. 36; HERTWIG 1926) and of normal leaves in *filiforme* plants (SCHIEMANN 1926). V. 885 should thus be derived from a normal gamete in the sterile plant, fertilized with normal pollen, V. 880 on the other hand from a true crossing. The segregation in V. 1014 (Table 5) suggests that we have here 2 or 3 polymeric genes for normal fertility and normal leaf shape, but as long as nothing is definitely known as to the frequency of regressions, it is impossible to form any conclusions from such segregations. The fact that only one sterile plant occurred in V. 1016 (normal shoot of a sterile plant, self-pollinated) suggests either that there are freuqent regressions, or that part of this shoot must have become homozygotically normal; for we can hardly suppose that several polymeric genes should be altered at the same time.



Fig. 5. Sterile plant of V. 884.

W. JOHANNSEN's classical researches with the constancy of pure lines despite selection (JOHANNSEN 1903, 1913) disentangled the different modes of variation, and this writer has, with his sharp distinction between genotypically and phenotypically induced variation, done more than any other to systematize the idea of variation, a most essential step before it could be applied to exact genetics. With the term gene, he created a concise expression for the Mendelian unit of heredity. Superficially, it might appear as if the modern theory of mutations were overthrowing the former conception as to constancy of genes, since the mutations, e. g. in *Antirrhinum* (BAUR 1924, p. 144) are noted as occurring with a frequency sometimes equal to that of the segregation of certain types from heterozygotes. And the case here noted in

Viola, where the recessive, sterile type reverts to the dominant, normal one, might also suggest some instability of genes and a selection here might give positive effect.

But I think, however, that such a state of mutation in certain organisms should be regarded as exceptional, and that mutation, generally speaking, is a kind of disintegration process, possibly parallel to the disintegration of atoms in radioactive substances. For the mutations seem always to tend in a certain direction, to wit, towards the more recessive, and not the reverse (CLAUSEN 1926, p. 145). An excep-

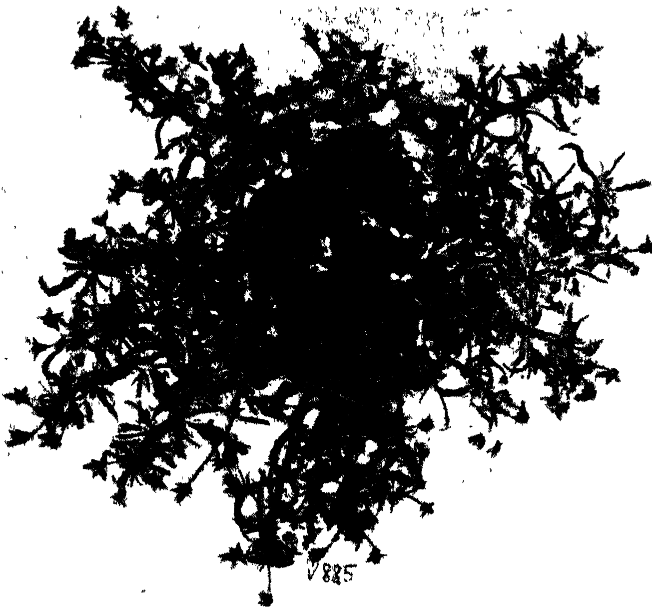


Fig. 6. Normal, fully fertile plant, V. 885—1.

tion apparently is found in the case of the reversible mutations, such as the above mentioned recessives, reverting to the normal, in *Antirrhinum*, and in *Viola*. But in these cases, it is not the recessive type which is the primary, and the dominant which is the secondary; the recessive type first arises from the dominant normal, and reverts to this again. If the foundation of the genes themselves consists of certain molecules or groups of molecules localised in certain parts of the chromosomes, and if the mutations are transpositions of atoms within the molecules (possibly mainly in the direction of less energy-containing constellations) then we might very well suppose that some constellations might prove unstable, resulting in a reversion to the constellation from

which they started. But the very fact that these derivative types revert to the type of origin, shows clearly enough that there is *a certain reality behind the idea as to constancy of genes.* There are evidently certain states of equilibrium which will not suffer overmuch disturbance. The unstable constellations seem, indeed, mainly to occur in series of *multiple allelos* (JOHANNSEN 1923), i. e. in places where several changes have taken place with one and the same locus in the chromosome.

A natural question arising here is, whether perhaps, after all, the many different genes which exist were formed by »disintegration» or »decomposition» of some few original genes, which thereafter were combined, by crossing, in the many different ways we know; the idea must, however, remain a mere hypothesis as long as we know no more of the nature of genes than we do at present.

LITERATURE CITED.

1. ANDERSON, E. G. 1923. Maternal inheritance of chlorophyll in maize. Bot. Gaz. 76.
2. BAUR, E. 1909. Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der »*Varietates albomarginatae*» hort. von *Pelargonium zonale.* — Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre 1, p. 330.
3. — 1911. Untersuchungen über die Vererbung von Chromatophorenmerkmale bei *Melandrium, Antirrhinum* und *Aquilegia.* — Ibid. 4, p. 81.
4. — 1924. Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung und die Vererbung von Rassenunterschieden bei *Antirrhinum majus.* — Bibliotheca Genetica 4.
5. CHITTENDEN, R. J. 1925. Studies in variegation. II. — Journ. of Gen. 14, p. 43.
6. CLAUSEN, J. 1926. Genetical and cytological investigations on *Viola tricolor* L. and *V. arvensis* MURR. — Hereditas VIII, p. 1.
7. CORRENS, C. 1908. Vererbungsversuche mit blass (gelb) grünen und buntblättrigen Sippen bei *Mirabilis Jalapa, Urtica pilulifera* und *Lunaria annua.* — Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre, 1, p. 291.
8. — 1922. Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. VI. — Sitzungsber. preuss. Akad. der Wissenschaften. Phys.-mat. Klasse 33.
9. GREGORY, R. P. 1915. On variegation in *Primula sinensis.* — Journ. of Gen. 4.
10. HERTWIG, P. 1926. Ein neuer Fall von multiplem Allelomorphismus bei *Antirrhinum.* — Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre 41, p. 42.
11. JOHANNSEN, W. 1903. Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien.
12. — 1913. Elemente der exakten Erblichkeitslehre. — 2. Ausg. Jena.
13. — 1923. Some remarks about units in heredity. — Hereditas IV, p. 133.
14. KRISTOFFERSON, K. B. 1923. Crossings in *Melanium* violets. — Hereditas IV.
15. SCHIEMANN, E. 1926. Eine Mutation in der *graminifolia*-Sippe von *Antirrhinum majus.* — Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre 41.
16. WINGE, Ö. 1919. On the non-mendelian inheritance in variegated plants. — C. R. Trav. Labor. Carlsberg 14, No. 3.

ZUR MATHEMATISCHEN CHARAKTERISTIK REINER LINIEN UND IHRER BASTARDE

NACH UNTERSUCHUNGEN AM SAMENGEWICHT VON BOHNEN

VON *ERICH TSCHERMAK* UND *ARMIN TSCHERMAK*

WIEN UND PRAG

I. GEGENWÄRTIGER STAND DER MATHEMATISCHEN CHARAKTERISTIK REINER LINIEN.

NACH dem grundlegenden Vorgange von W. JOHANNSEN pflegen wir heute eine reine Elementarform (Linie bezw. isogene Einheit — was nicht einfach identisch ist!) zu charakterisieren zunächst durch den Mittelwert und das Variationspolygon, wie es auf Grund von Messung eines bestimmten Quantitätsmerkmales bei einer grösseren Zahl von Individuen und auf Grund von Klassenscheidung des Beobachtungsmaterials gewonnen wird, sodann durch den mittleren Fehler (μ) oder die Streuung (σ), welchen Wert wir unter quadratischer Bewertung der Abweichung jeder einzelnen Klasse vom Mittelwerte errechnen $\left(\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma y x^2}{n}}\right)$. In analoger Weise wie die Verschiedenheit von Individuum zu Individuum lässt sich die Variation, beispielsweise der Blätter, Blüten oder Fruchtstände, innerhalb eines und desselben Individuums mathematisch durch Mittelwert und Streuung charakterisieren.

Die Streuung oder Standardabweichung, welche bekanntlich das zuverlässigste Variationsmaass darstellt, bezeichnet die Wendepunktsabszisse ($\sigma = x_w$) für die Binomialkurve, welche dem empirischen Variationspolygon rechnerisch æquivalent ist $\left(y = y_G \cdot e^{-\frac{x^2}{2x_w^2}}\right)$. Diese Kurve lässt sich angenähert zeichnen, wenn man aus dem Werte x_w die Wendepunktsordinate $\left(y_W = \frac{e^{-1/2}}{x_W \sqrt{2\pi}}\right)$ und die Gipfelordinate $\left(y_G = \frac{1}{x_W \sqrt{2\pi}}\right)$ berechnet, entsprechend dem Nullpunkte die doppelte

($2\,y_W$), entsprechend dem Wendepunktsabszissenpunkte die einfache Wendepunktsordinate (y_W) aufträgt und durch diese drei Gipfelpunkte (A, W, W) die Seiten eines gleichschenkeligen Dreiecks ($B\,A\,B$) legt, dem auf der Grundlinie (X-Axe) die Strecke $\pm\,2\,x_W$ zugehört. An seiner Basis zeigt das Dreieck den charakteristischen Winkel (δ) der Wendepunktstangente, welche den steilsten Anstieg im Verlaufe der Kurve bezeichnet $\left(\tan\,\delta = \frac{y_W}{x_W} = -\frac{e^{-1/2}}{x^2_W\sqrt{2\pi}}\right)$. Trägt man noch y_G ein, so lässt sich leicht vom Punkte G aus eine Kurve (vgl. Fig. 1) entwerfen, welche die Dreieckseite bei W als Wendepunkt durchsetzt und sich weiterhin asymptotisch der X-Axe nähert (A. TSCHERMAK, 1921). Die Annäherung des empirischen Variationspolygons an die mathematische

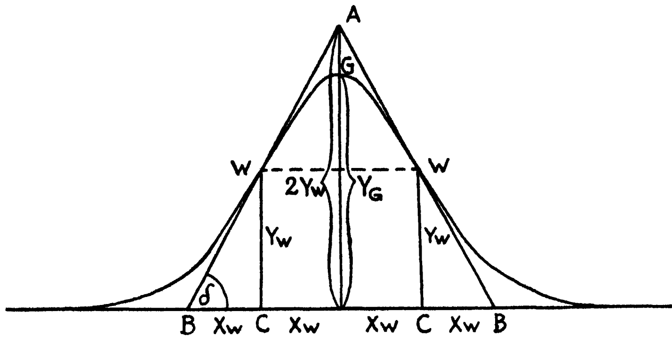


Fig. 1.

Æquivalenzkurve kann zwar eine erhebliche sein — ohne dass darin bereits ein Beweis für die Homogenität, Isogenie oder Reinheit des zusammengefassten Materials gelegen wäre. Doch bleibt noch bei weitestgehender Ausdehnung des Beobachtungsmaterials eine charakteristische Differenz bestehen zwischen Variationspolygon und Æquivalenzkurve durch sog. Dämpfung (ev. auch durch Förderung; A. TSCHERMAK), welche zu einem Exzess in den Mittelklassen und zu einer Reduktion der Streuung führt u. zw. unter Mitvorkommen starker Abweichungen in grösserer Häufigkeit als zu erwarten. Ohne Dämpfung würde eben eine Idealkurve von grösserer mittlerer Abweichung ($\sigma_I > \sigma_Æ$) gelten, als sie der Æquivalenzkurve zukommt.

Bezieht sich ein bestimmtes Quantitätsmerkmal, beispielsweise das Samengewicht, auf eine Mehrzahl homologer Bildungen innerhalb jedes Pflanzenindividuums, so kommt einerseits die intraindividuelle

TABELLE 1, bzw. Fig. 2. *Übersicht der Werte an intraindividuellem Durchschnittsgewicht und intraindividueller Streuung desselben für die Rasse: glatthülsige braunschalige Tausend für Eine.*

C. Beobachtungen 1925	B. Beobachtungen 1924	A. Ältere Beobachtungen 1922–23
		○ (57) 0,1479 ± 0,036901 1923
	□′₁ (81) 0,160 ± 0,031	
△₈″ (66 ohne rz.) 0,221684 ± 0,027524		△ (54) 0,16145 ± 0,03737 1923
□″₄ (44 ohne rz.) 0,228409 ± 0,017046		(69) 0,161725 ± 0,0379 1923
△″₁ (66 ohne rz.) 0,232690 ± 0,032701	△′₁ (59) 0,1743 ± 0,039	(77) 0,17073 ± 0,03547 1923
□″₆ (58 ohne rz.) 0,233414 ± 0,043072		(59) 0,19085 ± 0,0294 1923
		(68) 0,19803 ± 0,04217 1923
	□′₂ (75) 0,2015 ± 0,036	(104) 0,2057 ± 0,04413 1922
	□′₃ (121) 0,205 ± 0,047	
	□′₄ (83) 0,210 ± 0,027	(104) 0,2110 ± 0,03612 1922
	□′₅ (97) 0,2195 ± 0,048	□ (73) 0,2221 ± 0,03823 1923
△₈″ (214 ohne rz.) 0,236416 ± 0,057616		(64) 0,22383 ± 0,02332 1923
	△₂′ (82) 0,2276 ± 0,025	(93) 0,2401 ± 0,03021 1923
□″₂ (58 ohne rz.) 0,240466 ± 0,388410	○′ (93) 0,250 ± 0,044	
	△₈′ (78) 0,2505 ± 0,042	
△″₁ (88 ohne rz.) 0,251818 ± 0,0448482	△₄′ (82) 0,2638 ± 0,036	
	□′₆ (63) 0,2701 ± 0,039	
△″₄ (79 ohne rz.) 0,262165 ± 0,0378705		(66) 0,33266 ± 0,04178 1923

Variation (beispielsweise der Mittelwert und die Streuung des Einzel-Samengewichtes innerhalb derselben Pflanze — $MW_{EG} \pm \sigma_{EG}$), andererseits die Abstufung der Mittelwerte der Individuenschaar, also die interindividuelle oder intrabiotypische[1] Variation in Betracht (bei-

[1] Vgl. die Scheidung von intrabiotypischer und intrapopulationärer Korrelation nach J. PHILIPTSCHENKO (1926).

spielsweise das Mittel aus den Durchschnittssamengewichten und deren Streuung bei den verschiedenen Individuen — $MW_{DG} \pm \sigma_{DG}$). Weder durch die alleinigen Zahlenwerte für die interindividuelle Variation ($MW_{DG} \pm \sigma_{DG}$), noch weniger durch die alleinigen Zahlenwerte für die intraindividuelle Variation ($MW_{EG} \pm \sigma_{EG}$) ist eine Elementarform bezüglich eines multiplen Merkmales erschöpfend charakterisiert. Es bedarf vielmehr der Ermittelung beider. Dann ergibt sich jedoch noch die Frage, ob *intra*individuelle und *inter*individuelle Variation bestimmte Beziehungen hervortreten lassen, ob speziell ein Zusammenhang zu erkennen ist, wenn wir die verschiedenen innerhalb der einzelnen Individuen gefundenen Mittelwerte (MW_{EG}) und die dazu gehörigen Streuungswerte ($\pm \sigma_{EG}$) untereinander, also interindividuell vergleichen.

Fällt doch für eine und dieselbe Elementarform je nach Ort, Klima,

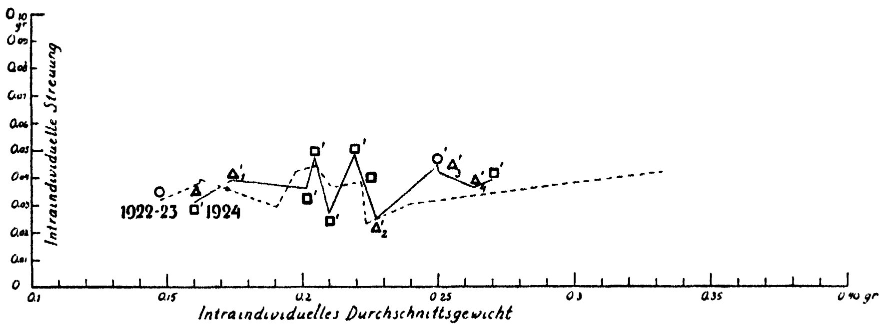


Fig. 2. Diagramm für die Bohnenrasse »Tausend für Eine« mit *glatter* Hülse.

Jahrgang, Kulturbedingungen, Spezialumständen sowohl der Mittelwert als auch der Streuungswert für ein multiples Merkmal innerhalb der einzelnen Individuen erheblich verschieden aus. Wollte man durch Zusammenfassung der an verschiedenen Orten, zu verschiedenen Zeiten, unter verschiedenen Bedingungen gewonnenen Daten charakteristische Werte (z. B. bezüglich der Einzelsamengewichte verschiedener Individuen) ableiten, so unterläge es der Willkür, in welchem Verhältnisse man die einzelnen Gruppen berücksichtigen wollte — zumal da ja die Anbauzahl in jeder einzelnen Gruppe willkürlich gewählt werden kann. Es muss vielmehr eine davon unabhängige mathematische Charakteristik gesucht werden durch Bearbeitung der *Frage, ob zwischen den Variationen der intraindividuellen Streuung und jenen des intraindividuellen Mittelwertes eines multiplen Merkmales eine erfassbare Funktionsbeziehung besteht* ($\sigma_{EG} = f\ [MW_{EG}]$?).

II. ÜBER DIE FRAGE DER FUNKTIONSBEZIEHUNG VON INTRAINDIVIDUELLEM MITTELWERT UND INTRA-INDIVIDUELLER STREUUNG AN REINEN LINIEN.

Die einfachste Form der Funktionsbeziehung von Mittelwert und Streuung eines multiplen Merkmales innerhalb der einzelnen Individuen wäre eine geradlinige, wobei der Elevationswinkel die Charakteristik abgäbe. Ein so einfacher Zusammenhang ergibt sich jedoch selbst innerhalb reiner Linien, wie sie (allgemein gesprochen[1]) bei Selbstbefruchtung z. B. bei Bohnen gegeben sind, keineswegs — wenigstens was das von E. TSCHERMAK seit längerem studierte Merkmal des Trocken-Samengewichtes anbelangt. Gewiss scheint, wenn man die Extreme vergleicht, die Streuung innerhalb jedes einzelnen Pflanzenindividuums mit dem Mittelwerte zuzunehmen, doch erfolgt diese Variation nicht geradlinig, ja nicht einmal stetig, so das sich bei Verbindung der gewonnenen Streuungsordinaten zwar ein schliesslicher Anstieg, dazwischen jedoch eine sprunghafte Linie ergibt. Dieses Verhalten sei gleich durch je ein Diagramm für die durchschnittlich klein- bzw. leichtsamige *Phaseolus vulgaris*-Rasse »Tausend für Eine» mit *glatter* Hülse (Fig. 2 — wohl zu unterscheiden von »Tausend für Eine» mit *Perlhülse*!) und für die durchschnittlich gross- bzw. schwersamige Rasse »Anker» (Fig. 3) illustriert. Jede dieser beiden Schaaren umfasst Individuen gleicher Elementarform und Provenienz, die am selben Orte oder wenigstens benachbarten Orten (Wien und Grossenzersdorf), allerdings unter etwas verschiedenen Bedingungen was Standplatz, Düngung, Bewässerung, Lichtgenuss anbelangt, gebaut wurden, jedoch im wesentlichen nur nach der gegebenen Individualität verschieden waren. Trotzdem ergeben sich — auch dann, wenn man nur benachbart gebaute Pflanzen *desselben* Jahrganges in den Vergleich einbezieht — starke Unstetigkeiten in der Beziehung von Streuung und Mittelwert des Einzelsamengewichtes. Dabei ist keine ausreichende Annäherung an irgendwelche reguläre Kurve zu erkennen. Ein so komplizierter Zusammenhang lässt sich mathematisch am ehesten noch[2] so erfassen, dass man von der Ordinate[3] aus, welche dem beobachteten Mittelwerts-

[1] Über das keineswegs seltene Vorkommen von Fremdbefruchtung bei Selbstbefruchtern, speziell Bohnen, vgl. besonders E. TSCHERMAK 1925.

[2] Der Anstiegwinkel einer Geraden, welche bloss die Streuungshöhen bei geringstem und bei grösstem Mittelwert verbindet, wäre — da hiebei die Schaar der Streuungsvarianten keineswegs gleichmässig geteilt wird — ein weit unvollkommeneres Charakteristikum.

[3] Vielleicht lässt sich ein noch geeigneterer Ausgangspunkt finden.

minimum zugehört, nach jedem anderen Ordinatenwerte eine Gerade zieht und nun für die Gesammtheit der positiven wie der negativen Elevationswinkel dieser Geraden mit der Abszissenaxe bezw. einer Abszissenparallele den *Mittelwert sowie die Streuung an Elevationswinkel* ($MW_\varepsilon \pm \sigma_\varepsilon$) berechnet[1], wie dies für einzelne Jahrgänge der beiden erwähnten Rassen glatthülsige Tausend für Eine und Anker durchgeführt wurde. Diese Berechnung bezeichnet den *relativen* Mittelwert aus den intraindividuellen Streuungswerten der Einzelgewichte bei Verteilung nach den zugehörigen absoluten Mittelwerten. Allerdings darf man aus diesem Notbehelf nicht hinwiederum eine wahrhafte Geradlinigkeit der Beziehung von Streuung und Mittelwert ableiten. Daneben

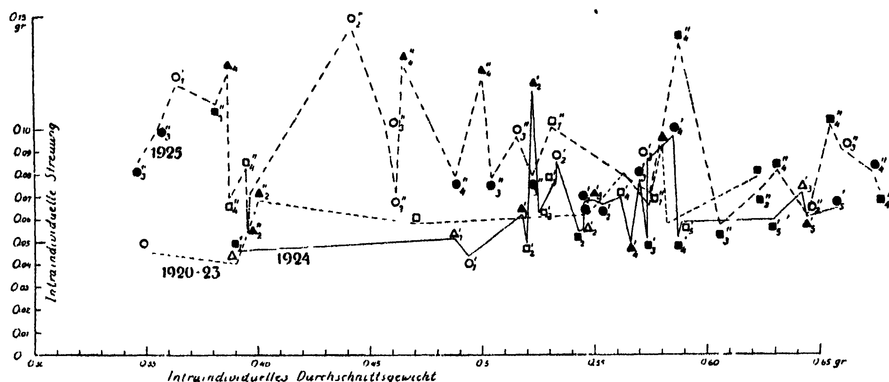


Fig. 3. Diagramm für die Bohnenrasse »Anker«.

empfiehlt es sich noch, den absoluten Durchschnitt aus den beobachteten Mittelwerten und Streuungswerten des Einzelsamengewichtes ohne Rücksicht auf deren Verteilung nach den zugehörigen Mittelwerten zu berechnen. — Allerdings bezieht sich die so gewonnene Charakteristik zunächst nur auf einen bestimmten Jahrgang, da die Grössenordnung der Wertreihe für σ_{EG} in den einzelnen Jahrgängen so verschieden sein kann, dass eine Zusammenfassung, wie oben erörtert, unzulässig er-

[1] Die genauere Berechnung des Mittels aus den Einzel-Winkelwerten und die minder genaue, bequemere Berechnung des Mittels aus den Differenzen der Abszissen- und Ordinatenwerte der einzelnen Kurvenpunkte ergeben zumeist (aber nicht durchwegs — so für F_2 unten!) keine beträchtlichen Unterschiede. So wurde der mittlere Elevationswinkel für die Rasse Anker bestimmt

	Nach der 1. Methode	Nach der 2. Methode
für die Beobachtungsreihen 1920—23	22.257″	23.061″, also + 3 %
für die Beobachtungsreihe 1924	24.150,7″	23.435″, also — 4 %
für die Beobachtungsreihen 1920—24	19.147″	18.272″, also — 5 %

TABELLE 2, bzw. Fig. 3. *Übersicht der Werte an intraindividuellem Durchschnittsgewicht und intraindividueller Streuung desselben für die Rasse: glatthülsige weissschalige Anker.*

C. Beobachtungen 1925	B. Beobachtungen 1924	A. Ältere Beobachtungen 1920, 1922, 1923
●$_3''$ (18) 0,345889 ± 0,0847218		○ (19) 0,34874 ± 0,046904 1923
●$_3''$ (23) 0,356609 ± 0,103441		
○$_1''$ (43) 0,363326 ± 0,119836		
■$_3''$ (34) 0,381177 ± 0,111422		
▲$_4''$ (35) 0,386400 ± 0,124969		△ (22) 0,3903 ± 0,04006 1923
□$_4''$ (27) 0,387185 ± 0,068853		
□$_4''$ (31) 0,394774 ± 0,082286	■$_1'$ (26) 0,3906 ± 0,046	(36) 0,4013 ± 0,068 1922
▲$_2''$ (31) 0,395484 ± 0,055822		
▲$_2''$ (27) 0,396556 ± 0,071233		
		□ (58) 0,471 ± 0,05754 1923
○$_2''$ (27) 0,441921 ± 0,144914		
○$_3''$ (51) 0,457098 ± 0,103099	△$_1'$ (46) 0,488 ± 0,051	
○$_3''$ (34) 0,461824 ± 0,070773	○$_1'$ (30) 0,4943 ± 0,043	
▲$_4''$ (50) 0,464720 ± 0,127011	▲$_1'$ (44) 0,518 ± 0,062	
●$_4''$ (26) 0,488237 ± 0,078324	□$_1'$ (37) 0,520 ± 0,0487	
	▲$_2'$ (25) 0,5237 ± 0,117	
▲$_4''$ (28) 0,499965 ± 0,12339	□$_2'$ (37) 0,5251 ± 0,062	
●$_3''$ (17) 0,504059 ± 0,077460	□$_3'$ (30) 0,533 ± 0,077	
○$_3''$ (47) 0,515384 ± 0,095817	○$_2'$ (27) 0,5332 ± 0,085	
	■$_2'$ (50) 0,543 ± 0,054	
●$_3''$ (56) 0,524661 ± 0,078513	△$_2'$ (38) 0,545 ± 0,055	● (61) 0,547034 ± 0,06143 1923
□$_1''$ (24) 0,531042 ± 0,099621	●$_1'$ (41) 0,5454 ± 0,067	
	▲$_3'$ (47) 0,5495 ± 0,068	(95) 0,563 ± 0,07954 1920
□$_1''$ (46) 0,574761 ± 0,071566	●$_2'$ (46) 0,554 ± 0,066	
■$_4''$ (23) 0,587609 ± 0,136875	□$_4'$ (34) 0,5618 ± 0,069	
	▲$_4'$ (43) 0,566 ± 0,0493	(100) 0,5743 ± 0,06557 1920
	●$_3'$ (33) 0,5696 ± 0,077	
■$_3''$ (25) 0,605720 ± 0,050676	■$_3'$ (40) 0,5732 ± 0,051	(79) 0,576 ± 0,0736 1920
■$_2''$ (27) 0,623111 ± 0,071207	○$_3'$ (29) 0,5736 ± 0,085	
■$_4''$ (19) 0,630368 ± 0,080197	●$_4'$ (44) 0,585 ± 0,096	▲ (52) 0,580 ± 0,0919 1923
○$_2''$ (44) 0,645273 ± 0,060490	■$_4'$ (34) 0,587 ± 0,051	(73) 0,582 ± 0,05716 1920
■$_4''$ (31) 0,654484 ± 0,106967	□$_5'$ (54) 0,5885 ± 0,058	
○$_3''$ (30) 0,659367 ± 0,089182	■$_5'$ (30) 0,6289 ± 0,059	■ (57) 0,622 ± 0,0776 1923
●$_4''$ (39) 0,673026 ± 0,079582	△$_3'$ (39) 0,6415 ± 0,071	
■$_4''$ (19) 0,676790 ± 0,070934	▲$_5'$ (40) 0,644 ± 0,060	
	●$_5'$ (33) 0,6577 ± 0,064	

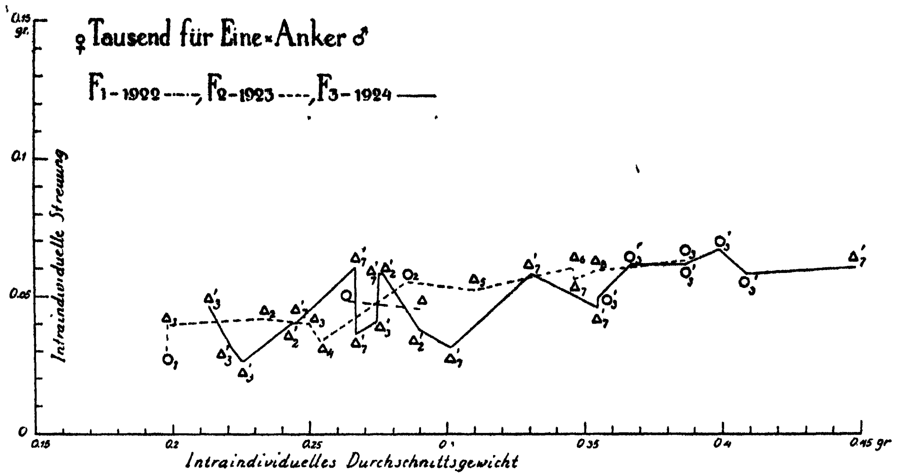


Fig. 4. Diagramm für die Bastarde der Bohnenrassen Tausend für Eine ♀ × Anker ♂.

TABELLE 3, bzw. Fig. 4. *Übersicht der Werte an intraindividuellem Durchschnittsgewicht und intraindividueller Streuung desselben für F_1, F_2, F_3 der Bastarde von Tausend für Eine ♀ × Anker ♂.*

F_3 T. f. E. ♀ × Anker ♂ 1924	F_2 T. f. E. ♀ × Anker ♂ 1923	F_1 T. f. E. ♀ × Anker ♂ 1922
	$\bigcirc_1$ (104) 0,1980 ± 0,0302	
	$\triangle_1$ (49) 0,19802 ± 0,03964	
$\triangle_3'$ (39) 0,2126 ± 0,047204	$\triangle_2$ (58) 0,233 ± 0,042	
$\triangle_3'$ (56) 0,222 ± 0,031	$\triangle_3$ (74) 0,24995 ± 0,040303	
$\triangle_3'$ (42) 0,2249 ± 0,026232	$\triangle_4$ (114) 0,25393 ± 0,03423	
$\triangle_8'$ (66) 0,243379 ± 0,040114		
$\triangle_7'$ (47) 0,24493 ± 0,04123		
$\triangle_7'$ (52) 0,26649 ± 0,061987		
$\triangle_7'$ (63) 0,26691 ± 0,036904	$\bigcirc_2$ (106) 0,286 ± 0,056	$\bigcirc$ (78) 0,2641 ± 0,04942
$\triangle_8'$ (73) 0,27365 ± 0,041132		
$\triangle_7'$ (61) 0,27511 ± 0,057689		
$\triangle_2'$ (71) 0,2756 ± 0,058		
$\triangle_2'$ (65) 0,290 ± 0,039	$\triangle_5$ (124) 0,3099 ± 0,0337	$\triangle$ (70) 0,2908 ± 0,04637
$\triangle_7'$ (53) 0,30136 ± 0,03171	$\triangle_6$ (80) 0,34657 ± 0,06132	
$\triangle_7'$ (51) 0,32985 ± 0,05875	$\triangle_7$ (112) 0,34674 ± 0,05757	
$\triangle_7'$ (58) 0,3541 ± 0,046923	$\triangle_8$ (82) 0,35388 ± 0,06021	
$\bigcirc_8'$ (72) 0,3544 ± 0,049	$\bigcirc_8$ (141) 0,3865 ± 0,064	
$\bigcirc_8'$ (121) 0,3661 ± 0,062		
$\bigcirc_8'$ (59) 0,386 ± 0,062		
$\bigcirc_8'$ (64) 0,3984 ± 0,067		
$\bigcirc_8'$ (122) 0,4085 ± 0,059		
$\triangle_7'$ (36) 0,44811 ± 0,062183		
Arith. Mittel der M. W. 0,30712	Arith. Mittel der M. W. 0,28749	Arith. Mittel der M. W. 0,27745
der σ ± 0,048992	der σ ± 0,049016	der σ ± 0,047895

scheint. Wie weit allerdings die zunächst einmal gemachte Voraussetzung zutrifft, dass die Charakteristik durch $MW_{\varepsilon} \pm \sigma_{\varepsilon}$ innerhalb jedes einzelnen Jahrganges bei genügendem Beobachtungsumfang angenähert gleich ausfällt, also in der Reihe der Jahrgänge bis zu einem gewissen Grade konstant ist, bedarf erst noch genauerer Untersuchung.

Erst durch die Angabe einer grösseren Reihe von Zahlenwerten, speziell durch den interindividuellen Mittelwert und die Streuung an Durchschnitts-Samengewicht einerseits, durch das Minimum und Maximum der intraindividuellen Mittelwerte und der Streuungen an Einzelsamengewicht, durch Mittel und Standardabweichung an Streuungselevation für den Vergleich einer grösseren Schaar einzeln durchgewogener Individuen andererseits erscheint eine Elementarform bezüglich ihres Samengewichtes nach Möglichkeit charakterisiert. Vollbefriedigend kann allerdings selbst eine solche Charakteristik nicht genannt werden.

Für die beiden hier studierten Bohnenrassen lauten die bezüglichen Zahlen:

	Tausend für Eine		Anker	
	$MW_{DG} \pm \sigma_{DG}$		$MW_{DG} \pm \sigma_{DG}$	
A) an interindividuellem Durchschnitts-Samengewicht	1922–23 (12) 0,205506 ± 0,0470815		1920–23 (11) 0,514207 ± 0,0902018 gr	
	1924 (11) 0,221118 ± 0,0343776		1924 (26) 0,555385 ± 0,0537802	
	1922–24 (23) 0,212973 ± 0,0424264		1925 (29) 0,504374 ± 0,106738	
			1920–25 (66) 0,526083 ± 0,0902858	
	$MW_{EG} \pm \sigma_{EG}$ [1]		$MW_{EG} \pm \sigma_{EG}$	
B) an intraindividuellen Extremwerten	1922–23	Min. 0,1479 ± 0,036901 bzw. 0,02332	1920–23	Min. 0,34874 ± 0,04694 bzw. 0,04006
		Max. 0,2401 ± 0,03021 bzw. 0,04413		Max. 0,622 ± 0,0776 bzw. 0,0919
	1924	Min. 0,160 ± 0,031 bzw. 0,025	1924	Min. 0,3906 ± 0,046 bzw. 0,043
		Max. 0,2701 ± 0,039 bzw. 0,048		Max. 0,6577 ± 0,064 bzw. 0,117
			1925	Min. 0,34589 ± 0,08472 bzw. 0,05582
				Max. 0,67679 ± 0,07093 bzw. 0,14491

[1] Diese Werte wären auch unter Zusammenfassung aller einzeln gewogenen Samen zu berechnen. So wurden folgende Zahlen ermittelt:

	T. f. E.	Anker
Gesamt — MW_{EG}	1922—23 (888) 0,207590 gr	1920—23 (652) 0,54427
	1924 (914) 0,220988	1924 (977) 0,55735
	1922—24 (1802) 0,214386	1925 (932) 0,50372
		1920—25 (2561) 0,53450

Die zugehörige Gesamt-Streuung (Gesamt- σ_{EG}) wurde nicht berechnet.

	Tausend für Eine	Anker
	$MW_{\varepsilon} \pm \sigma_{\varepsilon}$	$MW_{\varepsilon} \pm \sigma_{\varepsilon}$
C) an Streuungselevation	1922–23 (12) −1,022,45 ± 19,866,82″	1920—23 (11) 22,257 ± 21,509,8″
	1924 (11) 30,250,9 ± 36,376,2″	1924 (26) 24,150,7 ± 22,039,5″
		1920—24 (37) 18,895,3 ± 20,869,6″
		1925 (29) 26,714,5 ± 82,137,7″
	$\pm M\sigma_{EG}$	$\pm M\sigma_{EG}$
D) Mittel[1] aus den Streuungen für das Einzelsamengewicht	1922—23 (12) 0,0360834	1920—23 (11) 0,065386
	1924 (11) 0,037636	1924 (26) 0,06508
	1922—24 (23) 0,036826	1925 (29) 0,091216
		1920—25 (66) 0,076615

Allerdings erfordert die Aufstellung einer solchen Charakteristik eine sehr grosse Zahl von Einzelwägungen und eine sehr mühevolle Berechnung aus den einzelnen Wägungsdaten wie aus deren Zusammenfassung. Die Güte der einzelnen Gewichtswerte hängt natürlich wesentlich ab von der Samenzahl des Individuums, bezüglich welcher die durchschnittlich grossamige Rasse Anker oft recht zu wünschen übrig lässt. Schwierigkeiten bereiteten Fälle von nicht vollständiger Ausreifung bezw. konsekutiver Runzligkeit der Samen oder von teilweiser Befallenheit der Samen durch Pilze oder durch den Bohnenkäfer. Individuen mit einer grösseren Zahl solcher Samen mussten bei der Berechnung ausgeschieden werden, Individuen mit einer geringen Zahl solcher und einer erheblichen Zahl gesunder Samen ergaben bei Einrechnung und bei Ausmusterung der unvollkommenen Samen keine sehr grossen Unterschiede an $MW_{EG} \pm \sigma_{EG}$.

[1] Wollte man versuchen dem Fehler, welcher unleugbar in der hochgradigen Ungleichheit der Samenzahl bei den einzelnen Individuen gelegen ist, dadurch entgegenzuwirken, dass man den intraindividuellen Mittelwert und die intraindividuelle Streuung ($MW_{EG} \pm \sigma_{EG}$) nicht gleichmässig, sondern je nach der Samenzahl in Rechnung stellt (also jeden Einzelposten mit der S. Z. multipliziert und die Summe aller Posten durch die Summe der S. Z. dividiert), so erhält man einerseits den Gesamt-MW_{EG} — vgl. vorstehende Anmerkung! —, andererseits folgendes »korrigierte» Mittel für die Streuung (nicht identisch mit der Gesamt-σ_{EG}!):

	T. f. E.	Anker
»Korrigiertes» Mittel für σ_{EG}	1922—23 (888) 0,036337	1920—23 (652) 0,071117
	1924 (914) 0,038209	1924 (977) 0,064006
	1922—24 (1802) 0,0372858	1925 (932) 0,091878
		1920—25 (2561) 0,0759600

Die Annäherung der »nichtkorrigierten» (vgl. $\pm M\sigma_{EG}$ oben) und der »korrigierten» Werte ist eine befriedigende zu nennen.

Als Beispiele seien angeführt:

	Tausend f. Eine 1925	S. Z.	
Ind. I.	a) ohne Auswahl........................	223	0,23682 ± 0,057633
	b) mit Auswahl der runzeligen...	214	0,236416 ± 0,0576162
		(– 9)	
Ind. II.	a) ohne Auswahl	74	0,218755 ± 0,030068
	b) mit Auswahl der runzeligen...	66	0,221684 ± 0,0275241
		(— 8)	

Jedenfalls sind die unter Ausscheidung berechneten Zahlenwerte zuverlässiger.

Die Güte der zusammenfassenden Gewichts- und Elevationswerte wiederum wird durch die Zahl der durchgewogenen Pflanzen bestimmt; bei geringem Umfang der Untersuchung kann jede neu hinzugefügte Beobachtung die bisherigen Durchschnittswerte noch erheblich verändern. Gewiss wäre bei Verfügbarkeit einer noch grösseren Zahl von Hilfskräften für das Wägen (mittelst zweier eigens von uns dafür adaptierter Torsionswagen von HARTMANN und BRAUN) und das Berechnen noch eine Verbesserung der Werte und eine Erweiterung der Untersuchung auf andere Rassen zu erreichen gewesen. Doch wurde eben unter den gegebenen Bedingungen das Möglichste geleistet. Für die aufopfernde Mitarbeit sind wir Herrn Assistent Dr. K. KUHN, Assistent Fräulein J. WIRTINGER, Herrn Bundesgärtner L. BUTZENLECHNER in Wien und Herrn Assistenten Dr. H. GOLDMANN sowie Herrn Demonstrator M. U. C. G. KÖLLNER in Prag zu bestem Danke verpflichtet.

Bezüglich der Unstetigkeiten, wie sie in der Beziehung von Mittelwert und Streuung des intraindividuellen Einzelsamengewichtes an reinen Linien von Selbstbefruchtern zu Tage treten, erhebt sich sofort die Frage, ob dieselben für die einzelnen Stellen der Reihe der Mittelwerte charakteristisch sind. Dann müssten sie sich bei Vergleich verschiedener Beobachtungsreihen, beispielsweise verschiedener Jahrgänge, typisch wiederholen. Ein solches Verhalten wäre zwar möglich, ist aber sehr unwahrscheinlich; auch sprechen unsere diesbezüglich zwar nicht sehr umfangreichen Beobachtungen keineswegs dafür. Eine zweite Möglichkeit wäre die, dass speziell auffallende sprunghafte Steigerungen an Streuung einer sprunghaften mutativen Bildung neuer Elementarformen im Sinne von spontaner Heterozygotie der betreffenden Individuen oder einer hybridogenen Heterozygotie durch vorausgegangene Bastardierung entsprächen. Hätte die Vergrösserung der Streuung die Bedeutung eines Hinweises auf spontan-mutative oder hybridogene Heterozygotie, so wäre beim Nachbau in der nächsten Generation ein Wiederauftreten von Individuen mit exzessiver Streuung

neben solchen mit geringer Streuung zu erwarten. Doch bietet unser Material auch dafür keinen Hinweis, zudem fehlen alle anderen Indizien für Einmengung von Hybridisation; eine Wiederkehr des Streuungsexzesses in der nächsten Generation erweist sich durchaus nicht als Regel. (Übrigens ist bei abhängiger Vererbungsweise des Samengewichtes, wie sie für die Bohnenrasse *glatt*hülsige Tausend für Eine anzunehmen ist — vgl. später! —, bei Heterozygotie überhaupt nicht eine Erweiterung der Streuung innerhalb des einzelnen Pflanzenindividuums zu erwarten!)

Es bleibt also nichts übrig, als die Unstetigkeit in der Beziehung von Streuung und Mittelwert des intraindividuellen Einzelsamengewichtes als irreguläre Oszillation oder Modifikation ohne tiefere Bedeutung hinzunehmen, sei es dass dafür — wie für die undulierende Variation oder Modifikation überhaupt — ausschliesslich exogene Momente in Betracht kommen oder auch vorläufig unfassbare endogene Faktoren mitspielen. Ein gewichtiger Grund für diese Auffassung ist darin gegeben, dass die Streuung eine deutliche Verschiedenheit je nach dem Beobachtungsjahre zeigt — wie der Vergleich der Ankerserie von 1924 und 1925 lehrt[1]. Jedenfalls ist mit einer selbst erheblichen Unstetigkeit der Beziehung von Streuung und Mittelwert des intraindividuellen Einzelsamengewichtes noch kein Grund gegeben an der Reinheit einer Linie bezw. an dem (homozygotischen) Charakter als isogenetischer Einheit zu zweifeln. Andererseits ist damit eine nicht unwichtige Komplikation für die variationsstatistische oder biometrische Charakterisierung reiner Linien gegeben.

III. VERHALTEN DER FUNKTIONSBEZIEHUNG VON INTRAINDIVIDUELLEM MITTELWERT UND INTRAINDIVIDUELLER STREUUNG DES EINZELSAMENGEWICHTES BEI BASTARDEN.

Hat sich schon für die reinen Elementarformen oder Linien nicht ein mathematisch einfacher, sondern ein komplexer Charakter der Funktionsbeziehung von Mittelwert und Streuung des Einzelsamengewichtes ergeben, der nur in gewisser Annäherung durch den mittleren Elevationswinkel jener Beziehung zu erfassen war, so sind für Bastarde weitere Komplikationen zu erwarten. Allerdings brauchen diese nicht gerade in einer Häufung von Unstetigkeiten jener Beziehung

[1] Zu einem analogen Ergebnis kommt TAVCAR (1926) bezüglich der Korrelationskoeffizienten der Samendimensionen.

zu bestehen. Auch ist das vorliegende Material auf die Bastardierung Tausend für Eine ♀ × Anker ♂ beschränkt und selbst noch nicht umfangreich genug, um weitgehende Folgerungen zu gestatten. Zunächst ist es auffallend, dass hier Unstetigkeiten von der Grössenordnung, wie wir sie an den reinen Elternlinien gefunden, nicht beobachtet wurden; vielmehr zeigt das Diagramm der F_2 (vgl. Fig. 4), vom Beginn abgesehen, eine beträchtliche Annäherung an Stetigkeit in der Beziehung von Streuung und Mittelwert des Einzelsamengewichtes. Als mittlerer Elevationswinkel ergibt sich für die beobachtete Schaar von F_2-Individuen (ex 1923) ein Wert von 70,258,9 ± 85,092,6″ — in Vergleich mit einem solchen von 30,250,9 ± 36,376,2″ für die reine Mutterform Tausend für Eine (Beobachtungen ex 1924), und einem solchen von 24,150,7 ± 22,039,5″ für die reine Vaterform Anker (Beobachtungen ex 1924).

Erheblicher ist die Unstetigkeit für die beobachtete Schaar von F_3-Individuen (ex 1924). Dabei tritt eine deutliche Verschiedenheit der Vererbung in der F_3-Nachkommenschaft der einzelnen F_2-Individuen zu Tage, indem ein F_2-Individuum ($\triangle_3$) von relativ geringem Durchschnittsgewicht der Samen 4 F_3-Individuen von sehr geringem und 1 Individuum von unter-mittlerem lieferte ($\triangle'_3$), ein anderes F_2-Individuum ($\triangle_2$) von untermittlerem Durchschnittsgewicht 2 F_3-Individuen von untermittlerem ($\triangle'_2$), während ein anderes übermittleres F_2-Individuum ($\triangle_7$) in breitester Spaltung 8 unter- wie übermittlere F_3-Deszendenten ($\triangle'_7$), und ein extrem hochgewichtiges F_2-Individuum ($\bigcirc_3$) 5 durchwegs hochgewichtige F_3-Deszendenten lieferte ($\bigcirc'_3$). Jedenfalls erfolgt in F_2 (und F_3) eine Spaltung nach dem Durchschnittsgewicht und resultieren in F_2 Individuen von verschiedener Vererbungsweise u. zw. teils solche von homo-, teils solche von heterozygotischer Konstitution.

Eine nähere Darstellung der Vererbungsweise des Samengewichtes bei Bohnenkreuzungen liegt nicht im Rahmen dieser kurzen Darstellung, welche überhaupt mehr Ansätze und Ausblicke für eine mathematische Charakteristik der intraindividuellen und der interindividuellen Variation multipler Merkmale innerhalb reiner Linien bieten soll. Es muss hier genügen daran zu erinnern, dass sich *bezüglich der Grösse bezw. des Gewichtes der Bohnensamen in den einen Rassenkombinationen eine selbstständige Vererbungsweise, in den anderen Rassenkombinationen eine abhängige Vererbungsweise ergeben hat.* Ein Verhalten ersterer Art ist charakterisiert durch merkliche Grössenänderung bezw. Xeniodochie oder patrokline Abänderung der Kreu-

zungssamen (I. Samengeneration — SG_I), ferner durch regellose Mischung von grossen, mittleren und kleinen Samen in den einzelnen Hülsen der F_1-Pflanzen, also Spaltung in der II. Samengeneration (SG_{II}) nach Samenindividuen — allerdings (im allgemeinen) ohne Wiederkehr von ganz grossen, vatergleichen Samen, endlich durch Verschiedenheit des Nachbaues bezw. der Samen (SG_{III}) der F_2-Pflanzen je nach der Beschaffenheit der einzelnen Individuen der zweiten Samengeneration (SG_{II}), indem die einen als Homozygoten bereits eine relativ gleichförmige Deszendenz, die anderen (als Heterozygoten) noch eine deutlich ungleichförmige Deszendenz ergeben — wobei sich Konstante wie Spalter sowohl unter den kleinen als auch unter den mittleren und den relativ grossen Samen finden. Die Mehrsamigkeit in den F_1-Hülsen erweist sich hier also nicht als Ausdruck zufälliger Fluktuation, sondern als genotypische Verschiedenwertigkeit. Alle diese Kriterien konnte E. TSCHERMAK im Bastardierungsfalle: perlhülsige, weissschalige Zucker-Reisperl oder perlhülsige Tausend für Eine ♀ × glatthülsige, weissschalige Anker ♂ (ebenso × weissschalige Flageolet Viktoria mit rotem Auge ♂) unter exakter mathematischer Charakteristik nachweisen und daraus für diesen Fall eine völlig selbstständige Vererbungsweise der Samengewichtes ableiten [1]. Letzteres wird von einer Mehrzahl von Teilfaktoren bestimmt, ist also polymer begründet (so auch JOHANNSEN, MALINOWSKI, SIRKS, TAVCAR).

Im Gegensatze zu diesem Verhalten konnte E. TSCHERMAK (1922)[2] für die Rassenkombination glatthülsige, weissschalige Zuckerreisperl-Perfektion ♀ × glatthülsige, weissschalige Flageolet Viktoria mit rotem Auge ♂ in beiderlei Verbindungsweise eine abhängige Vererbungsweise bereits früher als wahrscheinlich bezeichnen. Dasselbe kann heute mit Sicherheit vertreten werden für die hier behandelte Rassenkombination: glatthülsige, hellbraunschalige Tausend für Eine ♀ × glatthülsige, weissschalige Anker ♂. In diesen Fällen verhalten sich die Samenmerkmale wie somatische Merkmale des jeweiligen Mutterindividuums.

---

[1] Analoges hat A. TAVCAR (1926) für die Bastardierung *Ph. vulgaris* var. *oblongus* Linie *AA* von »Pabstfisolen» und Linie *BB* von »Weisse Hamburger» und reziprok festgestellt.

[2] Es ist ein Missverständnis von M. J. SIRKS (1925), wenn er meint, dass E. TSCHERMAK'S Beobachtungen »nicht ganz unter einander übereinstimmen». Er selbst schliesst aus seinem eigenen Material, dass Kleinkörnigkeit und weisse Samenschalenfarbe der Mutterpflanze mit strenger Metroklinie des Samengewichtes verknüpft sei, während bei grosskörniger und pigmentschaliger Mutterpflanze (und kleinkörniger, weissschaliger Vaterpflanze) die SG_I mehr weniger intermediär sei. Doch seien die Versuche noch nicht abgeschlossen. (Vgl. dazu auch K. SAX 1923).

Es erfolgt Spaltung erst in F_2 und zwar nach Pflanzenindividuen, von denen jedes in sich (genotypisch) homogen ist. Für den hier erwähnten Fall wird dies unter biometrischer Analyse nach Durchschnittsgewicht und Streuung desselben ($MW_{DG} \pm \sigma_{DG}$) an anderem Orte dargetan werden. Als Grundlage der Koppelung oder Korrelation, welche sich in diesem Fällen zwischen Hülsenform (glatt-gewölbte Hülse im Gegensatz zu der bei der Reife einsinkenden Schnür- oder Perlhülse) ergibt, ist eine innersekretorische Einwirkung des Mutterorganismus auf die Samen zu erschliessen, welche sich in den Hülsen in Hervorrufen oder besser Bedingen der Glattform, an den Samen in Hervorrufen oder Bedingen der rassetypischen Wachstumsgrenze oder Grössenklasse äussert. Bei Fehlen oder Unzulänglichkeit einer solchen Einflussnahme, wie bei der perlhülsigen Tausend für Eine im Gegensatze zur glatthülsigen, tritt die Tendenz der Samen zu selbstständiger Entfaltungsweise ihrer Erbanlagen rein zu Tage; die Xenienbildung erscheint somit als der unkomplizierte Fall. Ist die innersekretorische Abhängigkeit weitgehend, so überwiegt sie über die primäre Selbstständigkeitstendenz der Samen und es resultiert als komplizierter Fall deutlich abhängige Vererbungsweise (so bei der glatthülsigen Tausend für Eine im Gegensatz zur perlhülsigen).

Sehr wohl sind intermediäre Fälle denkbar, in denen weder volle Selbstständigkeit noch volle Abhängigkeit in der Vererbung des Samengewichtes besteht.

Entsprechend dieser Möglichkeit und der Bedeutung der Rassenkombination überhaupt ist es nicht verwunderlich, dass die Resultate bezüglich der Vererbung der Grösse bezw. des Gewichtes der Samen, speziell bei Leguminosen, recht differente sein können.

IV. ZUSAMMENFASSUNG.

1. Es wird bezüglich eines am selben Individuum multipel ausgeprägten Merkmales, speziell bezüglich des Samen-Trockengewichtes an Bohnen, die Frage aufgeworfen, ob zwischen den interindividuellen Variationen der intraindividuellen Streuung und jenen des intraindividuellen Mittelwertes aus den Einzelsamengewichten eine erfassbare Funktionsbeziehung besteht ($\sigma_{EG} = f\ [MW_{EG}]$?).

2. Die Frage der Funktionsbeziehung von intraindividuellem Mittelwert und intraindividueller Streuung wird zunächst an reinen Linien der *Phaseolus vulgaris*-Rassen: glatthülsige Tausend für Eine und Anker behandelt. Es ergibt sich bei Aneinanderreihung der Streuungswerte längs der Reihe der Mittelwerte keine einfache geradlinige

oder regulär-kurvenmässige Beziehung, sondern ein bloss durchschnittlicher Anstieg unter hochgradiger Unstetigkeit, welcher nur grob schematisch (für einen und denselben Jahrgang) durch den mittleren Elevationswinkel der Streuungshöhen und durch die Streuung der Einzelwerte der Elevationswinkel ($MW_\varepsilon \pm \sigma_\varepsilon$) einigermassen erfasst werden kann. Eine solche Unstetigkeit ist nicht als Ausdruck von spontaner oder hybridogener Heterozygotie zu betrachten, sondern sehr wohl mit dem Charakter der reinen Linie bezw. isogenen Einheit vereinbar, zumal da die Grössenordnung der Streuung eine charakteristische Abhängigkeit vom Jahrgange zeigt.

Eine erschöpfende mathematische Charakteristik einer Elementarform bezüglich eines multiplen Merkmales, beispielsweise des Samengewichtes, ist nur durch eine grössere Reihe Zahlenwerte möglich, nämlich speziell einerseits durch den interindividuellen Mittelwert und die Streuung an Durchschnittsgewicht ($MW_{DG} \pm \sigma_{DG}$), andererseits durch Angabe intraindividueller Extremwerte sowie durch Mittelwert und Standardabweichung an Streuungselevation für das Einzelsamengewicht ($MW_\varepsilon \pm \sigma_\varepsilon$) pro Jahrgang. Diese Werte werden für die Bohnenrassen glatthülsige Tausend für Eine und Anker gegeben. Es erscheint damit der Versuch gemacht die mathematische Charakterisierung quantitativer Merkmale bestimmter Elementarformen weiter auszubauen.

3. Bezüglich des Verhaltens der Funktionsbeziehung von intraindividuellem Mittelwert und intraindividueller Streuung des Einzelsamengewichtes bei Bastarden bestehen erhebliche Komplikationen. Interessant ist, dass hier keine solchen Unstetigkeiten beobachtet wurden wie bei reinen Linien.

4. Das Samengewicht zeigt in der Rassenkombination *glatt*hülsige Tausend für Eine ♀ × Anker ♂ nicht selbstständige Vererbung, wie sie früher für die Rassenkombination *perl*hülsige Tausend für Eine oder Zucker-Reisperl ♀ Anker × ♂ nachgewiesen wurde (mit Xenienbildung in SG_I, Mischsamigkeit in SG_{II} bezw. an den F_1-Pflanzen), *sondern abhängige Vererbungsweise* (ohne Xenienbildung in SG_I, ohne Verschiedenwertigkeit der einzelnen Samen von SG_{II} bezw. an demselben F_2-Individuum, jedoch Spaltung nach ganzen Pflanzen bezw. nach Durchschnittsgewichten in F_2 und entsprechender Verschiedenwertigkeit nach Ausweis von F_3). Für ein Verhalten letzterer Art, welches den komplizierteren Fall darstellt, wird eine innersekretorische Einflussnahme des jeweiligen Mutterindividuums abgeleitet.

ZITIERTE LITERATUR.

1. PHILIPTSCHENKO, J. 1926. Untersuchungen über Variabilität und Vererbung der quantitativen Merkmale beim Weizen. I. Zschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre, 42, 47—92.
2. SAX, K. 1923. The association of size-differences with seed-coat pattern and pigmentation in *Phaseolus vulgaris*. Genetics 8, 552—560.
3. SIRKS, M. J. 1925. The inheritance of seed-weight in the garden bean. Genetica 7, 119—169.
4. TAVCAR, A. 1926. Die Vererbung der Samendimensionen von *Phaseolus vulgaris*. Zschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre 40, 83—107.
5. TSCHERMAK, A. 1921. Über die Erhaltung der Arten. Biol. Zentralblatt 41. Nr. 7. S. 304—329.
6. TSCHERMAK, E. 1922. Über die Vererbung des Samengewichtes bei Bastardierung verschiedener Rassen von *Phaseolus vulgaris*. Zschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre 28, 23—52.
7. — 1925. Ungewollte Fremdbestäubung bei sogenannten Selbstbestäubern. Wiener landw. Zeitung 1925 u. Arbeiten der Deutschen Landw. Ges. 31. Jänner 1925.

ON A Y-LINKED GENE IN MELANDRIUM

BY Ö. WINGE

GENETIC LABORATORY OF THE ROYAL VETERINARY AND AGRICULTURAL COLLEGE, COPENHAGEN

THE only hitherto known case of sex-linked inheritance in the vegetable kingdom is that shown by BAUR (1911, 1912) and SHULL (1914) in *Melandrium*, to wit, the recessive gene for narrow leaves »*angustifolia*». The character in question was presumed to have arisen by mutation, and transmission took place in the sex-linked manner, but with the remarkable divergence that no narrow-leaved females at all appeared in the experiments, and that the offspring of the narrow-leaved males consisted almost invariably of males alone. No theoretical explanation of these remarkable facts has yet been given; this will, however, be furnished in the present work.

Sex-linked inheritance is due, as we know, to genes situate in the X chromosome, when individuals of the one sex have the sex-chromosomes $X + Y$ (or X alone) and those of the other sex $X + X$.

At the time of BAUR'S and SHULL'S discovery, nothing was known as to special sex-chromosomes in *Melandrium*; CORRENS' well-known researches with sex determination in *Melandrium* however (1917, 1918, 1921) placed it altogether beyond doubt that the male individuals were heterogametic and the females homogametic; which was in complete accordance with BAUR'S and SHULL'S results.

Later, in 1923, I demonstrated the existence of a particularly distinct pair of sex chromosomes in *Melandrium*, the males having 11 pairs of autosomes + 1 pair of sex chromosomes, the partners being of unequal size. The larger I regarded as being the X chromosome, the smaller as the Y chromosome. Simultaneously with my investigations, Miss K. B. BLACKBURN had been working on the same lines and communicated her results in brief in »Nature» (1923), a more detailed account being subsequently published (1924). Miss BLACKBURN, however, having also examined female individuals, regarded the larger partner as being the Y chromosome and the smaller as X. MEURMAN'S thorough revision of the chromosome conditions in *Melandrium*, however, carried out at my laboratory in 1925, have conclusively shown that the larger partner is the X chromosome, and the smaller Y. HEITZ

(1925) showed the sex chromosome pair to be visible in the old slides of STRASBURGER, who did not himself realise this fact.

Inheritance due to genes in the *Y* chromosome is still but little known, having only been demonstrated in three organisms belonging to the animal kingdom, where it appears as one-sided masculine inheritance, whereas in the vegetable kingdom, no instance has hitherto been recorded. As regards the animal kingdom, the first case was that of *Lebistes reticulatus* (SCHMIDT 1917, WINGE 1922 a, 1922 b, 1923) in which I have, in course of time, discovered a long series of genes in the *Y* chromosome[1]. In another fish, related to the foregoing, viz. *Aplocheilus latipes*, AIDA found in 1921 genes in the *Y* chromosome, and finally, ZULUETA, in 1925, has demonstrated a similar state of things in the Coleoptera *Phytodecta variabilis*. Crossing experiments with *Melandrium rubrum* × *M. album* have now enabled me to observe a case of one-sided masculine inheritance, to be described in the following pages.

»CHLORINA» IN THE Y CHROMOSOME.

A female specimen of *Melandrium rubrum* (♀ 1), found growing wild, was crossed, under due control, with a male specimen of *M. album* (♂ 1). The F_1 generation, sowing number 1543, was, practically speaking, an intermediate form between the two species. It comprised 462 normally green plants, of which 245 were males and 217 females. In 1924, I selected from the hybrid generation, for further analysis, inter alia an F_1 female (1543—3) which was crossed with a brother, i. e. an F_1 male (1543—1), producing, in 1925, an F_2 generation (S. 2346) consisting of 456 individuals.

We shall in the following disregard segregations in respect of flower colouring and other features of no direct importance in this connection, merely noting that in the F_2 generation, segregation took place in the ratio of 3 more or less red-flowered to 1 pure white-flowered specimen.

Particularly noteworthy was the occurrence of 32 *chlorina* plants in the F_2 generation. The plants in question were on the whole of slower growth, and somewhat less inclined to bloom in the first year than the normal green, forming winter rosettes more often than did the green. A count for the first year (1925) showed 316 green plants

[1] A comprehensive paper on this is in course of publication in the »Journal of Genetics».

in bloom, and 108 green rosettes, with 22 flowering *chlorina* plants + 10 *chlorina* rosettes. All the 22 *chlorina* plants in which sex could be determined were males!

That this was a matter of inheritance connected with the sex determination was plainly obvious; not until the next generation, however, could it be decided whether we had to do with a gene in the Y chromosome or one in the X.

Those plants whose growth was checked at the rosette stage stood the winter but poorly, and the *chlorina* plants in particular, which are somewhat weaker, seemed hardly able to winter in the ordinary way under our conditions; all the 10 *chlorina* rosettes of undetermined sex died in the winter of 1925—26 whereas of the green rosettes, I counted in 1926 19 females and 15 males.

We may take it for granted that the 10 non-flowering *chlorina* plants were also males, like the 22 which did bloom; we have thus 32 *chlorina* males and 424 green plants, which is very nearly 15 green : 1 *chlorina*; theoretically, 427,5 *green* : 28,5 *chlorina*. The green plants included males and females and intersexes, as will be seen from the following. The main point in this connection is, that all the *chlorina* plants in which sex could be determined, were found to be males.

In 1926, further seed material of the same origin was sown out in order to increase the extent of the F_2 generation. The result was, as might be expected, entirely in agreement with the observations made in 1925. This time, we had 411 green and 29 *chlorina* plants. A ratio of 15 : 1 would give 412,5 *green* : 27,5 *chlorina*. Of the *chlorina* plants, in 1926, 24 were sex-determinable, and all these were found to be males; hence we may also assume that the 5 non-flowering individuals were likewise males.

The figures for the F_2 generation then appear as under (Table 1), taking both sowings, S. 2346 and S. 2984.

From this it will be seen that the F_2 generation mentioned (See pedigree p. 277) comprised a total of 896 plants, of which 835 were green and 61 *chlorina*. Of the latter, 46 were sex-determinable, and these were all without exception males. The ratio of 835 : 61 approximates very closely to a 15 : 1 proportion; theoretically, there should be 840 green : 56 *chlorina*. The slight surplus of the recessive, weaker *chlorina* type is doubtless connected with the fact that all are males, for, as the table shows, there was throughout a surplus of males in F_2.

Before proceeding to the theoretical explanation of this peculiar form of inheritance, it will be as well to consider the results of the

re-crossing of *chlorina* males, in order to arrive at a standpoint for determination as to whether we have to deal with a *chlorina* gene in the *X* chromosome or in the *Y*.

TABLE 1.

		1925 [1] S. 2346	1926 S. 2984	Total
Green	♂♂	190	173	363
	♀♀	140	120	260
	⚥⚥	20	39	59
	Indeterminate	74	79	153
Chlorina	♂♂	22	24	46
	♀♀	—	—	—
	⚥⚥	—	—	—
	Indeterminate	10	5	15
Total	—	456	440	896

If the *chlorina* gene were situate in the *X* chromosome, then, when a *chlorina* male was recrossed with its mother, or with another female, being able to give *chlorina*, we ought, inter alia to obtain *chlorina* females. Should it, on the other hand, be a *Y* gene, then obviously only males can become *chlorina*. The latter was found to be the case, as will be seen from the following.

From the *chlorina* males of the F_2 generation, S. 2346, I selected in the first place two plants S. 2346—8 and S. 2346—10, which were both recrossed to the mother, S. 1543—3 (see pedigree p. 278). The offspring was not very extensive, amounting, in the first case (S. 2985) to 25 plants, of which 1 was *chlorina* and male; in the latter (S. 2986) 22 plants were counted, of which 5 were *chlorina* [2]; only 2 of these were sex-determinable, and these were found to be males. We found then, in all 47 plants, of which 6 *chlorina*, answering to a segregation value of 7 green : 1 *chlorina*.

One of the mentioned *chlorina* males, S. 2346—10, was further recrossed to a closely related female, S. 2349—9. The degree of relationship will be seen from the pedigree p. 278 which gives a view of

[1] 34 plants of S. 2346 were, however, not sex-determined until 1926, being 19 ♀♀ and 15 ♂♂.

[2] In the accompanying pedigree on the next page the 5 *chlorina*-plants erroneously are indicated as exclusive of the 22.

M. rubrum ♀ 1
green
aaBbXX

M. album ♂ 2
green
AAbbXYchl.

S.1543

462 green {245 ♂♂ 217 ♀♀}

1543-3 green — AaBbXX

1543-1 green — AabbXYchl.

S.2346 + S.2984

835 green {363 ♂♂ 260 ♀♀ 59 ⚥⚥ 153 ??} [theor. 840.0]

61 chlorina [56.0]

S.2349

327 green

2346-8 chlor. — aabbXYchl.

2346-9 chlor. — aabbXYchl.

2346-10 chlor. — aabbXYchl.

2349-9 green — AaBbXX

2349-12 green — AABbXX or AAbbXX

2349-14 green — AABbXX or AAbbXX

S.2985

24 green {8 ♂♂ 8 ♀♀ 1 ⚥ 7 ??} [theor. 21.9]

1 chlorina [3.1]

S.2986

22 green {7 ♂♂ 8 ♀♀ 1 ⚥ 6 ??} [theor. 23.6]

5 chlorina [3.4]

S.2987

51 green {13 ♂♂ 28 ♀♀ 1 ⚥ 9 ??}

S.2988

90 green {28 ♂♂ 39 ♀♀ 23 ??}

S.2989

138 green {44 ♂♂ 47 ♀♀ 1 ⚥ 46 ??} [theor. 137.4]

19 chlorina [19.6]

the process of analysis as a whole. This produced (S. 2989) 138 green plants and 19 *chlorina* individuals; 12 of these latter were sex determinable, and all these were males. Here again the segregation value is 7 : 1, which should give, theoretically, 137,4 green : 19,6 *chlorina*.

Since the recrossing of a chlorina male does not produce chlorina females, but only chlorina males, (all the females being green), it follows that the chlorina gene is definitely located in the Y-chromosome.

The theoretical explanation of this mode of inheritance, a phenomenon hitherto unknown in the vegetable kingdom, is, in principle, plain beyond doubt, as far as the *chlorina* gene is concerned. The only point which complicates the situation is the presence of two other genes acting epistatically in regard to *chlorina*, and giving rise to the normal green colouring. It is these which are responsible for the fact that the segregation of *chlorina* males in all cases hitherto observed only takes place in the proportion of 1 in 16 in F_2, and 1 in 8 for the recrossings.

The pedigree p. 278 shows, with the aid of the genetic formulæ appended, the most probable explanation of the behaviour of these genes: *Two autosomal genes, A and B, bring out — individually as well as jointly — the normal green leaf-colouring. Where both genes are lacking, plants containing the chlorina gene (in the Y chromosome) become yellow.*

The analysis has not yet been carried far enough to permit of the assertion that the formulæ given are the only ones possible; for the present, they are only intended to show how the experimental results here found can arise. I hope before long to be able to eliminate the epistatic genes above referred to, and thus simplify the segregation of *chlorina* males.

A possibility which cannot as yet be disregarded is, that only one of the mentioned genes for normal green colouring is autosomal, the other being situate in the *X* chromosome. By working through the experimental values, it will be found that precisely the same results might have been obtained if *Melandrium rubrum* ♀ 1 had the formula $aa\ X_B\ X_b$ and *M. album* ♂ 2 the formula $AA\ X_b\ Y_{chlor.}$ — which is to say, that only the *A* gene is autosomal, the *B* gene being situate in the *X* chromosome. Of the two F_1 plants used, ♀ 1543—3 should then have the formula $Aa\ X_B\ X_b$ and ♂ 1543—1 the formula $Aa\ X_b\ Y_{chlor.}$ In this case also we should, in F_2, have $^1/_{16}$ *chlorina* plants, all males, and on recrossing, $^1/_8$.

The main point: that the *chlorina* gene is transmitted through the *Y* chromosome, is nevertheless not altered hereby. This *Y* chromosome, as the pedigree shows, is originally derived from *Melandrium album* ♂ 2. It is not at all likely that the *chlorina* gene should be capable of crossing over to the *X* chromosome, as, in the first place, this is of a different shape and larger than the *Y*, and further, the two chromosomes are not parallel conjugated in the diakinesis, but appear joined end to end.

It still remains to mention that two of the crossings noted in the pedigree here given, of a *chlorina* male to green females, yielded only green plants, viz. the two sowings S. 2987 and S. 2988. The explanation, as seen from the pedigree, must be, that both the green females in question were homozygous in the epistatic gene *A*.

Compared with what was found in the *Y* genes of *Lebistes*, the conditions here, in *Melandrium*, appear more complicated, as we have here to deal with a recessive gene, which only produces phenotypical effects when both epistatic normal genes are eliminated.

An unlikely possibility. We cannot close our consideration of this question without noting the possibility of an entirely different theoretical explanation of the facts observed, though it seems to me to have but a very slight degree of probability.

In *Lebistes*, I was able to show (1922 b, 1923) that female individuals might possess certain genes for coloured markings in the *X* chromosome, and I have later also observed an autosomal gene, which was nevertheless not phenotypically apparent in the females. Only by offspring analyses was it possible to see that such females did possess, genotypically, dispositions which they did not reveal phenotypically. Altogether then, it is normally only the males of *Lebistes* which develope the colour markings as such; the character of colour markings is thus sex-limited.

Assuming that in *Melandrium* also, the hypostatic *chlorina* colouring is phenotypically sex-limited to the males, this would explain the results as found without attributing any special *chlorina* gene to the *Y* chromosome. If the two autosomal genes *A* and *B*, as indicated in the pedigree, produce the normal green colouring, and taking it further for granted that the *aabb* individuals only exhibit *chlorina* colouring when they are males, we have here sufficient explanation of the segregations. The *aabbXX* individuals are then constantly green, and *aabbXY* individuals constantly *chlorina*.

The fact that not all crossing experiments between *Melandrium rubrum* and *M. album* give rise to segregation of the male *chlorina* type would then be due to both often being homozygous in *A* or *B* — not to the presence, in certain cases, of a special *chlorina* gene in the *Y* chromosome.

Here, where we are dealing with a hypostatic character, it is difficult to prove or disprove the possibility noted. It seems to me, however, — and others will probably agree — that there is little likelihood of any such sex-limitation existing in regard to a chlorophyll character.

SHULL has indeed, already (1914) found another *chlorina* type of *Melandrium* (*album*?) in which ordinary Mendelian inheritance took place. Here, both females and males were *chlorina* coloured; and there is no reason to suppose that there should be any difference in principle here, if female individuals could by any means come to possess a *Y* chromosome with the *chlorina* gene.

The discovery of the *chlorina* gene in the *Y* chromosome of the *Melandrium album* employed may give rise to the question as to whether this might be a case of an inhibiting gene for all other chlorophyll genes than the *A* and *B* mentioned. For we see that when *A* and *B* are lacking, the *chlorina* gene in *Y* acts epistatically with regard to other chlorophyll genes, inasmuch as female *aabb* individuals do not become *chlorina*. As we know, a different formulation of gene effects may often lead to the same logical result, and we shall not here go into this, the formal aspect of the question.

THE SEX-LINKED INHERITANCE OF THE BAUR-SHULL ANGUSTIFOLIA TYPE.

As already noted in the introduction, there was this peculiarity in the sex-linked inheritance of recessive narrow-leavedness (»*angustifolia*») in *Melandrium*, that no narrow-leaved females occurred, even in those families in which such should theoretically, appear in great numbers. Only a single narrow-leaved female, of dwarfish appearance, was observed and this was of an altogether different type from the males, occurring, moreover, in a family where, theoretically, no narrow-leaved females should have been found (SHULL 1914, p. 278). It was further remarkable that the offspring of the narrow-leaved males

consisted, practically speaking, exclusively of males, viz. 2741 males and only 14 females, of which 8 occurred in a single family of 66.

The fact that no *angustifolia* females were observed might seem to suggest that we had here to deal with a *Y* gene; for the *chlorina* and *angustifolia* segregations are here entirely in accord. On the other hand, SHULL's crossing results undoubtedly show that it is actually an *X* gene, since certain of the females (e. g. ♀ 19) produced exclusively broad-leaved offspring, whether crossed with narrow- or broad-leaved males, whereas others (as ♀ 13 and 14) yielded both narrow- and

TABLE 2.

	Broad-leaved		Narrow-leaved	
	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
Heterozygous females × narrow-leaved males	2	630	—	463
Theor. XX_a $[X_a]Y$	$X[X_a]$	XY	$X_a[X_a]$	X_aY
Homozygous, broad-leaved females × narrow-leaved males	12	1644	—	—
Theor. XX $[X_a]Y$	$X[X_a]$	XY	—	—
Heterozygous females × broad-leaved males...	819	395	1	339
Theor. XX_a XY	$XX+XX_a$	XY	NB. dwarf	X_aY
Homozygous, broad-leaved females × broad-leaved males	399	401	—	—
Theor. XX XY	XX	XY	—	—

broad-leaved offspring, irrespective of which kind of male they were crossed with.

I can thus entirely support the BAUR—SHULL view, that it is a case of sex-linked inheritance, but the remarkable fact that narrow-leaved males produce almost exclusively male offspring requires some explanation.

The almost complete absence of females might be due to the fact that the narrow-leaved males' functioning pollen almost invariably carries a *Y* chromosome, and only exceptionally an *X*, viz. in 14 cases out of 2755. As it is precisely the *X* chromosome which is the bearer of the *angustifolia* gene, it seems natural to suppose that the *angustifolia* gene has a lethal effect on the pollen grains, and this hypothesis would also completely explain the SHULL segregations.

SHULL gives (l. c. 1914) four types of crossing, each producing its

own characteristic result. The accompanying table 2 shows his results of the four combinations with corresponding formulæ, X_a denoting an X chromosome bearing the pollen lethal *angustifolia* gene, so that $[X_a]$ containing types among the offspring could only exceptionally be realised.

It will at once be seen that the actual results only agree with the theoretical calculations when SHULL'S explanation as to sex-linked (X-linked) inheritance is supplemented by the necessary assumption that X_a pollen only exceptionally functions at all. It is, as we know, by no means a new thing to find that the eggs of a given formula may function even when pollen of the corresponding type is lethal or semi-lethal. This is distinctly seen, for instance, in reciprocal crossings between normal square-head wheat and wheat speltoids, where aberrants with $2n = 41$ (instead of 42) produce eggs capable of functioning, with 20 chromosomes, while pollen with 20 is only rarely able to function at all (see WINGE 1924).

SUMMARY.

In the vegetable kingdom, genes in the Y chromosome were hitherto unknown.

A gene for »*chlorina*» coloured leaves is shown to exist in the Y chromosome of *Melandrium album*. The gene in question shows one-sided masculine inheritance. All the *chlorina* plants segregated were males.

Two autosomal genes for normally green leaf colouring, A and B, are epistatic to »*chlorina*», so that only individuals of the formula $aabbXY_{chlor.}$ develope yellow leaves.

There is, however, the possibility that one of the genes for normally green leaf colouring may be linked to the X chromosome.

The recessive »*angustifolia*» gene found by BAUR and SHULL in *Melandrium*, showing sex-linked inheritance, is lethal to pollen, which explains why no narrow-leaved females were segregated in SHULL'S experiments, and also why, save for a few rare exceptions, no females occurred in the offspring of narrow-leaved males.

Copenhagen, Sept. 15, 1926.

LITERATURE CITED.

1. Aida, Tatuo. 1921. On the inheritance of color in a fresh-water fish, *Aplocheilus latipes* Temmick and Schlegel, with special reference to sex-linked inheritance. — Genetics 6, p. 554.
2. Baur, E. 1911. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. — Berlin.
3. Blackburn, Kathleen B. 1923. Sex chromosomes in plants. — Nature 112, No. 2819, p. 687.
4. — 1924. The cytological aspects of the determination of sex in the dioecious forms of *Lychnis*. — The British Journal of Experimental Biology, 1, p. 413.
5. Correns, C. 1917. Ein Fall experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. — Sitzungsber. d. preuss. Akad. d. Wissenschaften, Gesamtsitzung, p. 685.
6. — 1918. Fortsetzung der Versuche zur experimentellen Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. — Ibid. Phys.-math. Klasse, p. 1175.
7. — 1921. Zweite Fortsetzung der Versuche zur experimentellen Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. — Ibid. Phys.-math. Klasse, p. 330.
8. Heitz, E. 1925. Beitrag zur Cytologie von *Melandrium*. — Arch. f. wiss. Botanik 1, p. 241.
9. Meurman, O. 1925. The chromosome behaviour of some dioecious plants and their relatives with special reference to the sex chromosomes. — Soc. Scient. Fennica, Comment. Biol. 2, 3.
10. Schmidt, Johs. 1920. Racial investigations. IV. The genetic behaviour of a secondary sexual character. — C. R. Lab. Carlsberg, 14, No. 8.
11. Shull, G. H. 1914. Sex-limited inheritance in *Lychnis dioica* L. — Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre, 12, p. 265.
12. Winge, Ö. 1922 a. A peculiar mode of inheritance and its cytological explanation. — Journ. of Genetics, 12, p. 137. Also in C. R. Lab. Carlsberg, 14, No. 17.
13. — 1922 b. One-sided masculine and sex-linked inheritance in *Lebistes reticulatus*. — Journ. of Gen. 12, p. 145. — C. R. Lab. Carlsb. 14, No. 18.
14. — 1923. Crossing-over between the *X*- und the *Y*-chromosome in *Lebistes*. — Journ. of Gen. 13, p. 201. — C. R. Lab. Carlsb. 14, No. 20.
15. — 1924. Zytologische Untersuchungen über Speltoide und andere mutantenähnliche Aberranten beim Weizen. — Hereditas V, p. 241.
16. Zulueta, A. de. 1925. La herencia ligada al sexo en el Coleóptero *Phytodecta variabilis* (Ol.). — »Eos», Rivista Española de Entomología, 1, p. 204.

HOMOEOTYPIC DIVISION IN UNI-NUCLEATE POLLEN MOTHER CELLS

BY *O. ROSENBERG*
STOCKHOLM

IN a previous paper (ROSENBERG 1926—27) I described a peculiar process during the development of the pollen mother cells in the subgenus *Eu-Hieracium*, in which a semiheterotypic division was interrupted at about late prophase or metaphase and a new nucleus constituted with the diploid number of chromosomes, all split. I proposed for such a nucleus the term *restitution-nucleus* and expressed the opinion, that this process was to be regarded as a premature interkinesis-stage of the homoeotypic division.

Groups of P. M. C. in a microsporangium with semiheterotypic division may, however, sometimes remain undivided. In older sporangia these are set free and become rounded off.

When such P. M. C. later divide some of the chromosomes conjugate to form gemini according to the *H. boreale*-scheme. During a study of the nuclear divisions of such older P. M. C. in a parthenogenetic type of *Hieracium umbellatum* I met some interesting stages of the homoeotypic division, of which a short report will be given.

Fig. 1 *C* gives a picture of a P. M. C. with the nucleus in metaphase with double and single chromosomes very much resembling a heterotypic metaphase according to the *Drosera*-scheme. Since there is only one nucleus in the cell one should certainly believe it to represent the first, heterotypic division. The diploid number of chromosomes in this species is 27, but in this metaphase exactly 54 chromosomes can be counted (fig. 2 *C*). This indicates, that a doubling of the chromosome-number must have been made at some stage of the P. M. C. development.

A comparison with the other P. M. C. of the same microsporangium indicated, that the nucleus in the cell *C* is in fact to be regarded as a restitution-nucleus. Most of the P. M. C. had two nuclei, often very different in size, from which can be concluded, that they already had undergone a semiheterotypic division. Small groups of P. M. C. remained however undivided, their nuclei being sometimes in a resting stage. In some cells (as in fig. 1 *A*, *B*; fig. 2 *A*) the nucleus was, how-

ever, in an interkinesis-like prophase with split chromosomes. From what I have described before, it is clear that these nuclei represent restitution-nuclei and the prophase-stage the interkinesis before the homoeotypic division. These nuclei differ, however, in some points from the general type, described before. Usually there are 27 split chromosomes in the dividing restitution-nuclei, but here both single and double chromosomes are present.

Fig. 2 *A* is a part of such a nucleus with 54 chromosomes; some of these are paired two and two, others quite free and undivided. The chromosomes marked with 1 are certainly singles ones. In a later

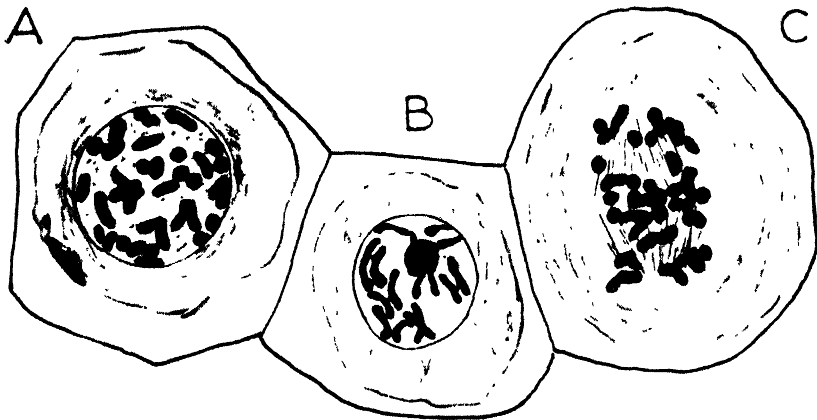


Fig. 1. *Hieracium umbellatum*, 3 P. M. C. of a microsporangium; *A*, restitution-nucleus in prophase just before the metaphase; *B*, interkinesis; *C*, homoeotypic metaphase with double and single chromosomes.

stage (fig. 2 *B*) when the nucleus is just going on into the metaphase the chromosomes shorten and the singles are more easy to distinguish.

As described in my previous paper the metaphase from a restitution-nucleus is characterized by a very regular arrangement of the split chromosomes in the diploid number. Here, however, the chromosomes are very irregularly arranged, the doubles usually situated in the equator, the singles distributed along the spindle figure. In the figure 2 *C* there are at least 12 pairs present and some of the other chromosomes are more or less loosely connected.

The explanation of this curious metaphase-figure 2 *C* can be reached by comparing it with other stages in such delayed P. M. C. divisions. As already pointed out these undivided P. M. C. in older microsporangia divide according to the *H. boreale*-scheme. In the

anaphase there are longitudinally split gemini-chromosomes at the poles and single ones in different stages of splitting on the equator (cf. the scheme fig. 2 *D*).

When a restitution-nucleus is developed from this spindle figure,

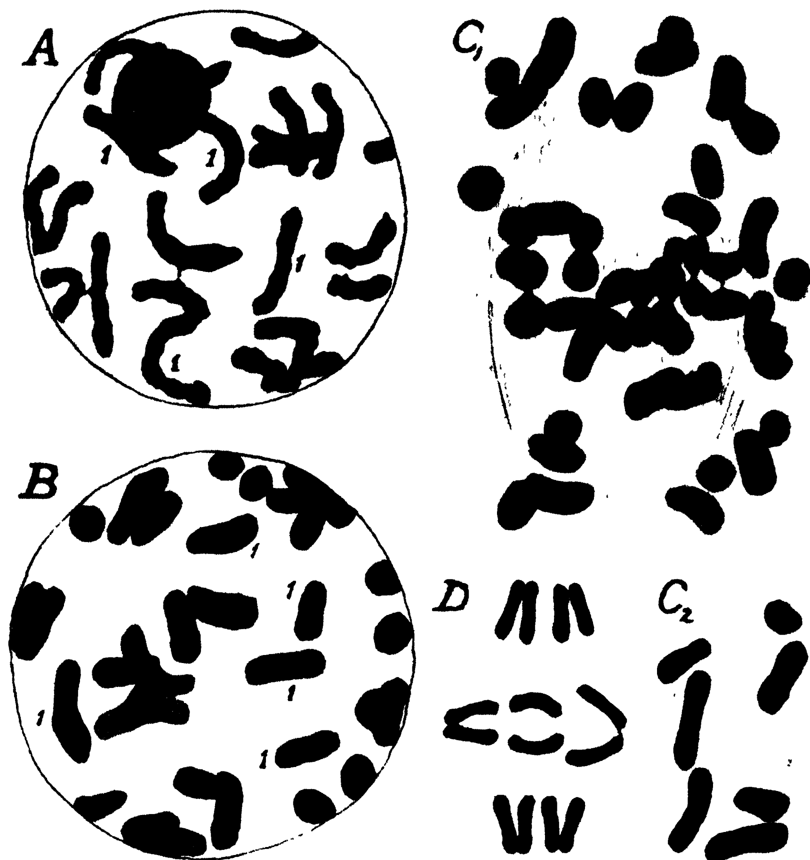


Fig. 2. *H. umbellatum*, P. M. C. nuclei; *A*, restitution-nucleus in interkinesis, single chromosomes marked with 1; *B*, nucleus of the same P. M. C. as in fig. 1 *A* at higher magnification, double and single chromosomes; C_1 C_2, same metaphase as in fig. 1 *C* in two sections; description in the text; *D*, heterotypic anaphase according to the *H. boreale*-scheme, two sets of gemini-chromosomes at the poles and 3 split singles (schematic).

in the interkinesis-stage some of the chromosomes will constitute singles, if the halves already had separated, and others pairs of chromosomes by a longitudinal split. The fact that the number of chromosomes, free and paired, is exactly 54 in the metaphase figure 2 *C*, proves the correctness of this interpretation.

In younger microsporangia, where the P. M. C. divide according to the semiheterotypic scheme the restitution-nuclei have all chromosomes split in interkinesis and very regularly arranged on the equator in the following metaphase. The result will be two daughter-nuclei in dyads each with the diploid number of chromosomes.

In the older P. M. C., dividing according to the *H. boreale*-scheme, some chromosomes conjugate to become gemini and some singles may split already in the anaphase. A restitution-nucleus from this will have both double and single chromosomes, as already pointed out. In the following, homoeotypic metaphase then the chromosomes will show more or less irregular arrangement in the spindle figure.

It seems to me, that this case gives a very good illustration of my interpretation of the uni-nucleate diploid metaphase-stage as being due to a premature homoeotypic division. The first, semiheterotypic division results in a very irregular distribution of the chromosomes. In many cases it will be interrupted by an earlier, premature beginning of the homoeotypic division, with the production of a restitution-nucleus. In this way an interkinesis-stage will result with only one single nucleus in the P. M. C., but with the diploid number of chromosomes. The following homoeotypic division gives two diploid pollen cells.

If these diploid pollen cells are able to fertilize, the chromosome-number 36, characterizing some species of *Eu-Hieracium* could find an explanation. Such species may have arisen by a conjugation of an egg with 9 chromosomes, characteristic for the sexual *Hieracium*-species, with a diploid pollen cell with 27 chromosomes from a parthenogenetic species.

LITERATURE CITED.

1. ROSENBERG, O. 1926—27. Die semiheterotypische Teilung und ihre Bedeutung für die Entstehung verdoppelter Chromosomenzahlen. — Hereditas VIII.

VERERBUNG »WEISSER ABZEICHEN» AM KOPF BEI SCHWARZBUNTEM SCHWEDISCHEN NIEDERUNGSVIEH

VON *H. FUNKQUIST*
ÅKARP

In Hereditas IV, 1923, habe ich Untersuchungen über die Vererbung des genannten Abzeichens im Rinderbestand zu Alnarp veröffentlicht. Diese Untersuchungen sind fortgesetzt worden und sollen bis auf weiteres fortgeführt werden. Anlässlich zweier erschienenen Arbeiten. KRÖNING (1924) und LAUPRECHT (1925), will ich jedoch schon jetzt einige Resultate meiner bisher vorgenommenen Untersuchungen vorlegen. KRÖNING hält es für sehr unwahrscheinlich, dass die Kopfabzeichen ihre eigenen Gene haben. In Übereinstimmung mit mir glaubt indessen NACHTSHEIM (1924 und 1926), dass bei den Rindern die Abzeichen in der Tat durch besondere Faktoren bestimmt zu werden scheinen. KRÖNING ist der Ansicht, dass vorerst zu untersuchen wäre, inwiefern überhaupt eine Beziehung zwischen Gesamtscheckung und Kopfabzeichen zu finden ist. LAUPRECHT hat eine solche Untersuchung ausgeführt und gefunden, dass die Ausfärbung des Kopfes, der Kehlgegend und der Beine in positiver Korrelation zur Gesamtscheckung steht. Ich will nicht verneinen, dass eine solche Korrelation vorkommt. Die Korrelationen sind ein Ausdruck dafür, dass der betreffende Organismus ein Ganzes ist: »Im lebenden Organismus ist alles zusammenhängend, es findet sich keine unabhängige Funktion, kein Organ, dessen Form und Bau nicht von allen anderen Körperteilen beeinflusst ist». (Siehe JOHANNSEN 1913, Seite 312). »Bei geschickter Kombination verschiedener Korrelationstabellen, welche jede für sich gleichartige Resultate geben, lassen sich somit summarische Resultate erhalten, die ganz irreführend sein können. Immer und immer sehen wir ein, dass eine biologische Analyse der statistischen Behandlung vorausgehen muss». (Siehe JOHANNSEN 1913, Seite 363).

Über den Charakter der Scheckung sagt LAUPRECHT zusammenfassend:

»1. Das schwarze Pigment des Niederungsrindes zieht sich bei fortschreitender Entpigmentierung auf paarig angeordnete Zentren

zurück. Diese liegen 1. um Auge und Wange, 2. an Ohr und Nacken, 3. auf dem Hals, 4. auf dem Oberarmbein, 5. an der Körpermitte, etwa auf den letzten Rippen und 6. am Sitzbeinhöcker.

2. Zu jedem Zentrum gehört ein bestimmter Teil der Körperoberfläche als Pigmentierungsgebiet.

3. Die ausgefärbten Areale der Zentren sind nicht immer gleich gross. Durch unvollständige Pigmentierung der Zentrengebiete entstehen zunächst weisse »Abzeichen». Die Entpigmentierung kann so weit fortschreiten, dass einzelne schwarze Flecken isoliert werden.

4. Das einem Zentrum zugeordnete ausgefärbte Pigmentierungsgebiet ist entweder einheitlich oder in einzelne grosse Flächen geteilt. Es kann auch in viele kleine Teile verspritzt sein. Am häufigsten sind die Seitenflecken verspritzt; dann folgen die Schulter- und Kreuzflecken.

5. Die Zentrengebiete sind nicht immer ausgefärbt. Im vorliegenden Material waren nur die Wangen-, Nacken- und Halsflecken immer vorhanden. Bei der Entpigmentierung geht im allgemeinen zuerst der Schulterfleck verloren, dann der Seitenfleck und schliesslich der Kreuzfleck.»

Von HÆCKER (1918) angeregt habe ich seit 1919 ein grosses Material von Photographien und Skizzen gesammelt um die Scheckigkeit beim Niederungsrind zu studieren. Hierbei bin ich in bezug auf die Anzahl Pigmentzentren zum gleichen Resultat wie LAUPRECHT gelangt. Hinsichtlich der Vererbung der Farbenzeichnung bin ich dagegen anderer Ansicht als LAUPRECHT. Nach meinen Beobachtungen zu schliessen sind die verschiedenen Pigmentzentren in bezug auf ihre Vererbung ziemlich unabhängig von einander. Kopf und Hals können schwarz sein, während der übrige Körper ganz oder nahezu ganz weiss ist (siehe Bulle »Galon» DLT 1926, S. 637). Der Kopf kann ganz weiss sein trotzdem der übrige Teil des Körpers ganz schwarz ist. Der Schwanz kann auf der einen Seite weiss, auf der anderen schwarz sein. Die vorderen und rückwärtigen Körperteile können ganz schwarz sein, während der mittlere Körper ganz weiss ist (Gürtelrind). Weisse Tiere mit einem schwarzen Fleck um die Schwanzwurzel und mit schwarzen Ohren oder solche mit nur schwarzen Ohren kommen ebenso wie ganz weisse Tiere vor. Weisskopf, Blässe, Schnippe, Stern und Mohrenkopf sind Abzeichen, die vorkommen, ob nun die Tiere am Mittel- und Hinterleib ganz schwarz oder überwiegend weiss sind. Es hat den Anschein als ob jedes Pigmentzentrum, oder wenigstens gewisse Komplexe von Pigmentzentren ihre eigenen Erbeinheiten haben

würden, die aber natürlich auf andere Körperteile ihren Einfluss ausüben können. KUHN (1926), der die Scheckung der Haustaube und ihrer Kulturrassen untersucht hat, ist zum gleichen Resultat gekommen wie ich, denn er sagt: »Da es gelingt, die verschiedenen Schekkungsformen rein zu züchten, muss die Ausfärbung jedes einzelnen Pigmentierungsbezirkes unabhängig von den anderen mutieren können». Dies wird in seiner Arbeit in den Fig. 10—13, Seite 418 sehr schön veranschaulicht. Da die Vererbung weisser Abzeichen am Kopfe von Rindern in hohem Grade unabhängig von der Körperfarbe erfolgt, erachte ich es als vollkommen berechtigt diese gesondert für sich zu behandeln.

Die Abzeichen sind wahrscheinlich polymer bedingt und können nach dem monohybriden Schema nicht erklärt werden. Auch können sie nicht als blosse Modifikationen aufgefasst werden. Es kommt zuweilen vor, dass Zwillinge verschieden gezeichnet sind, sodass der eine z. B. Blässe, der andere Stern hat. Diese Zeichnung kann man schon an jungen, geworfenen Föten wahrnehmen. Man kann sich ja denken, dass äussere Faktoren schon während der Embryonalentwicklung auf die Farbenzeichnung am Kopfe modifizierend einwirken; etwas derartiges scheint aber in Rassen oder Stämmen mit einfärbigem Kopf oder mit konstantem Stern nicht vorzukommen. Wenn bei Zwillingen verschiedene Abzeichen auftreten, sind in der Familie Anlagen für beiderlei Abzeichen vorhanden. Ähnliche Anlagen können nach PLATE (1913, S. 315) ja auch beim Menschen vorkommen. Aus meinem Material geht deutlich hervor, dass die Vererbung miteinspielen muss. Mit einem Stier mit Stern und Schnippe wurden bei 196 Paarungen folgende Resultate erhalten:

	Blässe	Stern und Schnippe	Stern	Flöckchen	Mohrenkopf
Mütter:	3	27	152	8	6
Töchter:	9	75	108	—	4

Hieraus ergibt sich, dass die Anzahl Tiere mit Stern und Schnippe infolge der Vererbung vom Vater erhöht worden ist.

Mit Stieren mit Stern wurde bei 645 Paarungen folgendes Ergebnis erhalten:

	Weisskopf	Blässe	Stern und Schnippe	Stern	Flöckchen	Mohrenkopf
Mütter:	4	10	156	439	26	10
Töchter:	2	6	93	511	17	16

Hier wurde die Anzahl Tiere mit Stern zufolge Vererbung vom Vater erhöht.

Eine Schnippe tritt nur gemeinsam mit einem Stern auf (FUNKQUIST 1923, S. 66). Im Folgenden können wir also anstatt des Ausdruckes Stern und Schnippe die Verkürzung Schnippe anwenden. Wir führen auch folgende Verkürzungen ein: W = Weisskopf, B = Blässe, Sn = Schnippe, S = Stern, F = Flöckchen und M = Mohrenkopf.

Die untenstehenden Tabellen zeigen wie 19 von mir kontrollierte Stiere ihre weissen Abzeichen am Kopfe vererben.

Aus diesen Tabellen ergeben sich u. a. die Resultate folgender Paarungen: ♂ Sn × ♀ B, ♂ Sn × ♀ Sn, ♂ Sn × ♀ S, ♂ Sn × ♀ F, ♂ Sn × ♀ M, ♂ S × ♀ W, ♂ S × ♀ B, ♂ S × ♀ Sn, ♂ S × ♀ S, ♂ S × ♀ F, ♂ S × ♀ M, ♂ M × ♀ B, ♂ M × ♀ Sn, ♂ M × ♀ S, ♂ M × ♀ F und ♂ M × ♀ M.

Wenn beide Eltern Mohrenkopf haben, können die Nachkommen einen korrekten Stern haben und wenn beide Eltern Stern haben, können die Nachkommen Mohrenkopf haben. Bei der Paarung ♂ S × ♀ M oder ♂ M × ♀ S wird aber der Stern in der Regel so vererbt, dass man wohl sagen kann, dass dieser gleichwie Weisskopf dominant ist (FUNKQUIST 1923, S. 71).

Wie soll nun das Zahlenverhältnis der Phänotypen erklärt werden können? BOL (1926) sagt hinsichtlich der Vererbung der Scheckigkeit bei Tauben: »In order to explain his own results the present author proposed an undetermined number of factors (K_1, K_2 . . . K_n) in the presence of all of which the animal will be fully coloured, if no other inhibiting factors are present.

Pigeons of genotypes $k_1k_1K_2K_2$ and $K_1k_1k_2$ k_2 will be mottled. When these two types are mated, among their offspring some $K_1k_1K_2k_2$ (non-mottled) may appear. On the other hand the mating of two non-mottled pigeons, e. g. $K_1k_1K_2k_2 \times K_1k_1K_2k_2$, may produce some offspring of the genotype k_1k_1 or of the genotype k_2k_2, which are mottled.»

Auf diese Weise kann jedoch die Vererbung von Weisskopf und von Stern nicht erklärt werden, denn beide diese Phänotypen sind dominierend. Der periphere, partielle Albinismus dürfte, wie ich in einer früheren Abhandlung (FUNKQUIST 1923, S. 74) angenommen habe, durch hemmende Faktoren verursacht werden. Mein damaliges Material verlangte die Annahme von nur 3 Paar polymeren hemmenden Faktoren für die Vererbung der weissen Abzeichen auf den Rinderköpfen. Jetzt muss ich auf Grund des Ergebnisses der Kreuzung ♂ Sn × ♀ Sn wenigstens 4 Paar solcher Faktoren annehmen. BOL'S

TABELLE 1.

Verteilung der Nachkommen auf die Phänotypenklassen		Verteilung der Mütter auf die Phänotypenklassen						
		W	B	Sn	S	F	M	Σ
Kung Lucifer, Sn	B	—	1	5	3	—	—	9
	Sn	—	1	16	54	2	2	75
	S	—	1	6	91	6	4	108
	M	—	—	—	4	—	—	4
	Σ	—	3	27	152	8	6	196
Briz Goltz, S	W	1	—	—	—	—		1
	B	—	—	1	—	—	—	1
	Sn	—	1	10	15		—	26
	S	2	1	31	95	2	—	131
	F	—	—	—	8	—		8
	M	—	—	—	5	—	1	6
	Σ	3	2	42	124	2	1	173
Okje Herbert, S	B	—	—	1	—	—	—	1
	Sn		2	12	9	—	—	23
	S		3	35	107	17	2	164
	F	—		—	3	2		5
	M	—	—	1	4	1	1	7
	Σ	—	5	49	123	20	3	200
Henry Licht, S	B	—	—	1	1	—	—	2
	Sn		—	6	3	—	—	9
	S	—	1	16	61	2	2	82
	Σ	—	1	23	65	2	2	93
Vik Björn, S	Sn	—	—	3	7	—	—	10
	S	—		4	16	—	1	21
	F	—	—	—	1	—	—	1
	M	—	—		—	—	1	1
	Σ	—	—	7	24	—	2	33
Prins Bonaparte, S	B	—		1	—	—	—	1
	Sn	—	—	1	3	—	—	4
	S	—		4	14	—	—	18
	M	—	—	—	1	—	—	1
	Σ	—	—	6	18	—	—	24

TABELLE 2.

Verteilung der Nachkommen auf die Phänotypenklassen		Verteilung der Mütter auf die Phänotypenklassen						
		W	B	Sn	S	F	M	Σ
Acter Björn, S	Sn	—	—	—	1	—	—	1
	S	—	—	4	17	1	—	22
	Σ	—	—	4	18	1	—	23
Bälteberga Dietrich, S	B	—	—	1	—	—	—	1
	Sn	—	1	1	—	—	—	2
	S	—	1	5	11	—	—	17
	M	—	—	—	1	—	—	1
	Σ	—	2	7	12	—	—	21
Ivan Peter, S	Sn	—	—	—	6	—	1	7
	S	—	—	2	11	—	—	13
	Σ	—	—	2	17	—	1	20
Furst Goltz, S	Sn	—	—	1	2	—	—	3
	S	—	—	5	9	—	—	14
	F	—	—	—	1	—	—	1
	Σ	—	—	6	12	—	—	18
Hertig Leopold, S	W	1	—	—	—	—	—	1
	Sn	—	—	3	1	—	—	4
	S	—	—	—	10	—	—	10
	F	—	—	—	2	—	—	2
	Σ	1	—	3	13	—	—	17
Akke, S	Sn	—	—	2	2	—	—	4
	S	—	—	3	4	1	—	8
	Σ	—	—	5	6	1	—	12
Dag Goltz, S	S	—	—	1	3	—	1	5
	Σ	—	—	1	3	—	1	5
Briz Vikar, S	S	—	—	1	4	—	—	5
	Σ	—	—	1	4	—	—	5
Lord, S	S	—	—	—	1	—	—	1
	Σ	—	—	—	1	—	—	1

TABELLE 3.

Verteilung der Nachkommen auf die Phänotypenklassen		Verteilung der Mütter auf die Phänotypenklassen: W	B	Sn	S	F	M	Σ
Alrik Banko M	Sn	—	—	—	5	—	—	5
	S	—	—	3	19	1	—	23
	M	—	—	1	2	2	1	6
	Σ	—	—	4	26	3	1	34
Anders Dahn M	S	—	1	—	10	—	1	12
	Σ	—	1	—	10	—	1	12
Donn Amor, M	S	—	—	—	—	—	1	1
	M	—	—	—	—	—	1	1
	Σ	—	—	·	—	—	2	2
Furst Jupiter, M	B	—	3	—	—	—	—	3
	Sn	—	1	1	1	—	—	3
	S	—	2	—	19	—	3	24
	F	—	—	—	5	—	1	6
	M	—		—	6	—	1	7
	Σ	·	6	1	31		5	43

Hypothese eignet sich dagegen sehr gut zur Erklärung der Vererbung der Scheckigkeit am Körper. Dort fehlen vielleicht in der Regel hemmende Faktoren, weshalb Einfärbigkeit über Scheckigkeit dominiert.

Zuweilen kommen indessen auch Abzeichen am Körper vor, wie z. B. der weisse Gürtel der holländischen Gürtelrinder. Dieser Gürtel ist dominierend und demnach gleichwie die peripheren Abzeichen durch hemmende Faktoren verursacht. Hinsichtlich der Abzeichen am Kopf der Rinder dürfte man von gewissen Entpigmentierungszentren sprechen können. Ein solches ist der Stern und auch die Schnippe. Wenn diese Zentren verschmelzen entsteht die Blässe, die zum Weisskopf erweitert werden kann. In welchem Grad hier äussere und innere Faktoren zusammenwirken lässt sich gegenwärtig nicht entscheiden.

Sehr interessant ist, dass die Vererbung der Scheckigkeit beim Schaf die gleiche zu sein scheint wie beim Rind. Nach ROBERTS (1926) dominiert einfärbig über scheckig und die schwarzen Lämmer bekommen weisse Abzeichen am Kopf.

Ich habe untersucht wie die Kühe meines Materials ihre weissen Abzeichen am Kopfe vererben. In bezug auf den Stern können 131 homozygotisch sein und von diesen sind 59 mit Kung Lucifer gepaart worden.

In Schweden will man am liebsten dass die schwarzscheckigen Rinder Stern haben. Weisskopf, Blässe und Schnippe sind ungern gesehene Abzeichen. Meine Untersuchungen deuten darauf hin, dass man durch Auslese allerdings die relative Anzahl Tiere mit Stern allmählich erhöhen kann, aber auch dass die Auslesemethode sehr unzuverlässig ist, ob sie sich nun auf das Aussehen der Aszendenten oder der Deszendenten stützt. Um dies zu bekräftigen werden hier einige Stammbäume angeführt. In diesen sind die Namen der Stiere folgendermassen verkürzt. Kung Lucifer = KL, Briz Goltz = BG, Okje Herbert = OH, Henry Licht = HL, Vik Björn = VB, Prins Bonaparte = PB, Acter Björn = AB, Bälteberga Dietrich = BD, Ivan Peter = IP, Furst Goltz = FG, Hertig Leopold = HLd, Akke = A, Dag Goltz = DG, Briz Vikar = BV und Lord = L. Die Kühe sind durch die Viehstallnummer, den Namen und die Geschlechtsnummer bezeichnet. Nach dem Namen und der Geschlechtsnummer jedes Tieres wird die Bezeichnung für das Abzeichen am Kopf oder für Mohrenkopf angeführt.

603 Pyrola—W × HLd—S

312 Pyrola 42—W × *BG*—S

♀ 312—S; ♀ 12—W; ♀ 312—S

Ohne Elimination von Tieren mit weissem Kopf kann der Stamm von diesem Exterieurfehler nicht befreit werden. Ich habe Viehbestände gesehen, innerhalb deren während mehrerer Generationen nur Stiere mit weissem Stern verwendet worden sind, ohne dass die Weissköpfe verschwunden sind.

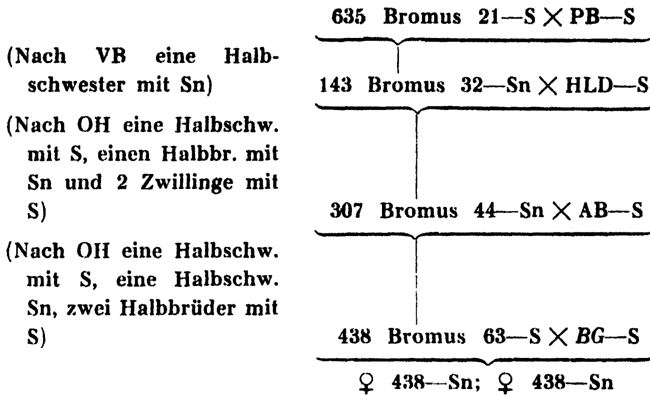
Dass auch die Schnippe für sich allein vererbt werden kann, zeigen folgende 2 Stammtafeln:

582 Bromus 17—Sn × PB—S

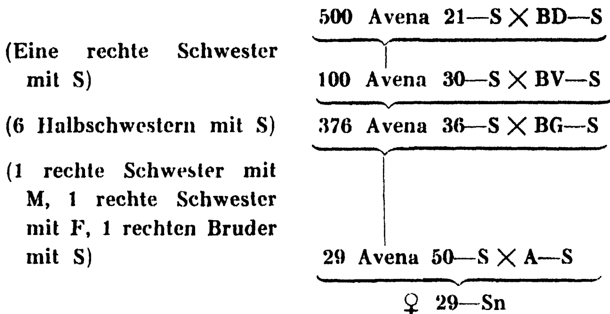
181 Bromus 33 Sn × OH—S (Eine rechte Schwester mit S und eine rechte Schwester mit B)

5 Bromus 79 Sn × *BG*—S (Nach BG 1 Halbbruder mit Sn, 1 Halbbr. mit B und 1 Halbschwester mit S)

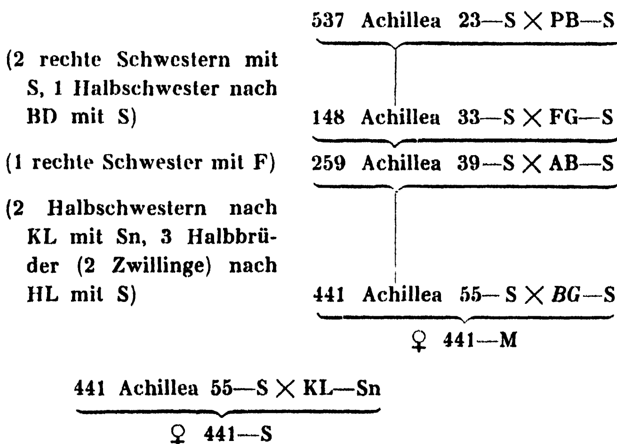
♀ 5—Sn



Trotz eines schönen Stammbaumes erscheint eine Schnippe:



Auch ein Mohrenkopf kann spalten wenn man es am wenigsten erwartet:



Besonders interessant ist, dass eine Blässe nicht nur auftreten kann wenn die Eltern Schnippe haben, sondern auch wenn beide

Eltern Stern aufweisen, was sich deutlich aus untenstehenden Stammbäumen ergibt.

672 Bromus 25—Sn × FG—S

(1 Halbschwester nach VB Sn, 1 Halbschwester nach BD S) 314 Bromus 46—S × OH—S

(1 rechter Bruder S, 1 Halbschwester nach KL Sn [oder eher Blässe unterbrochen]) 477 Bromus 70—Sn × KL—Sn

♂ 477—B

---

329 Calla 60—S × OH—S

(Nach KL eine Halbschwester mit Sn und 2 Halbbrüder, Zwillinge, mit *B*) 478 Calla 74—S × KL—Sn

Zwillinge { ♀ 478—S, ♀ 478—Sn; ♀ 478—S, ♀ 478—Sn

---

323 Adoxa 24—S × BG—S

(3 rechte Geschwister mit S) 13 Adoxa 41—Sn × KL—Sn

Zwillinge { ♂ 13—B, ♂ 13—Sn

(Nach VB 1 Halbschwester mit Sn und 1 Halbschwester mit S) 2 Actea 31—Sn × BD—S

241 Actea 45—S × OH—S

(3 Halbgeschwister mit S; nach BG 2 Halbgeschwister, Zwillinge mit S) 557 Actea 68—S × KL—Sn

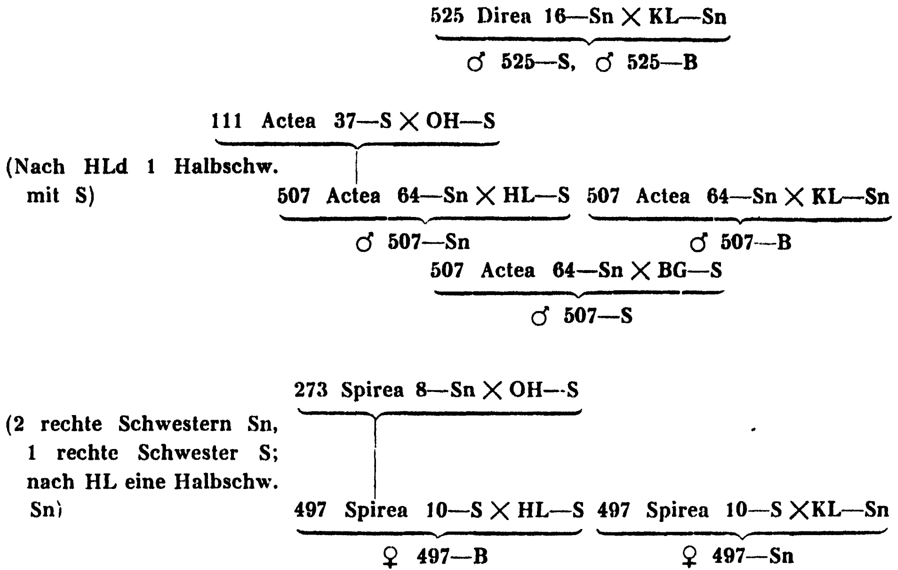
♂ 557—B; ♀ 557—S

---

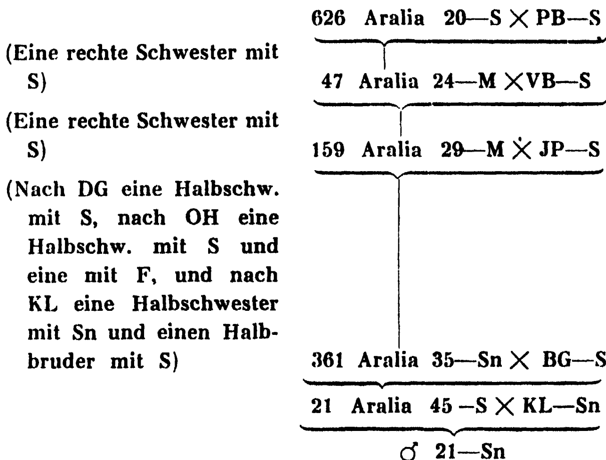
318 Actea 48—S × OH—S

(1 rechte Schwester mit Sn, 1 rechter Bruder mit S, 2 Halbgeschwister nach HL mit S) 555 Actea 67—S × KL—Sn

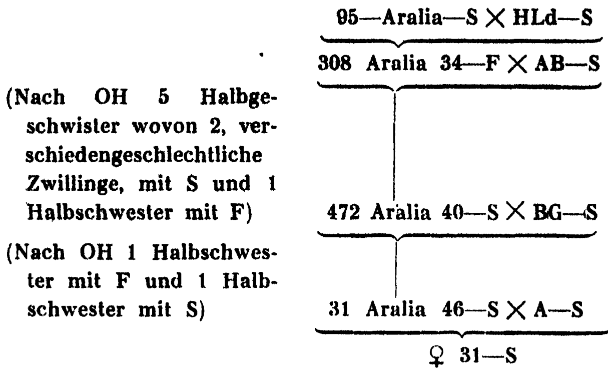
♂ 555—B

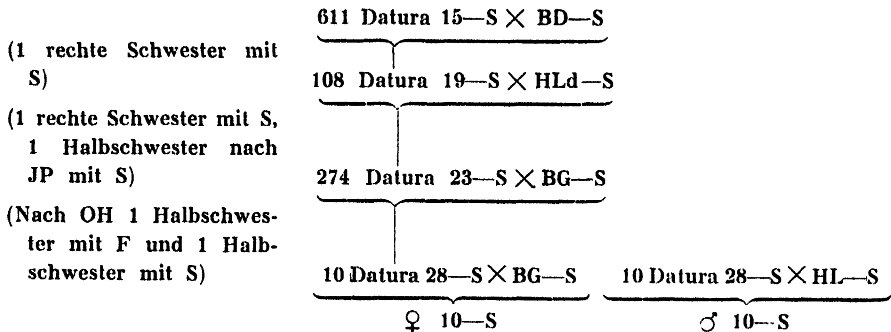


In der Praxis interessiert man sich sehr für die Blutlinienforschung und ist oft bestrebt konstante Kuhlinien zu erhalten. Der folgende Stammbaum zeigt wie die Abzeichen innerhalb einer Linie variieren können.

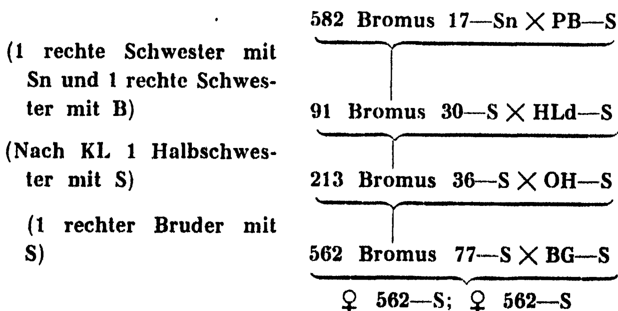


Die beiden folgenden Kuhlinien sehen dagegen sehr schön aus, was aber nicht hindert, dass es später zu einem Rückschlag kommt wenn man auch ständig Stiere mit S verwendet.





In folgender Kuhlinie ist die Kreuzung mit Stern durchweg gut gelungen.



In folgender Kuhlinie ist die Kreuzung mit Stern dagegen misslungen:

537 Achillea 23—S × PB—S

(2 rechte Schwestern mit S, 1 Halbschw. nach BD mit S)

623 Achillea 25—S × BD—S

(2 Halbschwestern nach VB mit S)

94 Achillea 31—S × HLd—S

(1 rechte Schwester mit S, 1 Halbschw. nach AB mit S)

290 Achillea 42—Sn OH—S

544 Achillea 64—S × HL—S | 544 Achillea 64—S × KL—Sn

♀ 544—Sn | ♀ 544—S

Für Beistand beim Einsammeln von Material zu meinen Untersuchungen bin ich zu grossem Dank verpflichtet: Stallaufsichtsmann SVENSSON, Alnarp, Freiherr LAGERFELT, Lagerlunda und Agronom MATTSSON, Christinelund.

NACHSCHRIFT.

M. J. L. DOLS, Cand. L. Jr., Nimwegen, Holland, hat die Vererbung von »Weissen Abzeichen» am Kopfe des schwarzbunten Niederungsrindes untersucht und mir die Ergebnisse seiner Untersuchungen übergeben. Sie kamen zu spät um in dieser Arbeit berücksichtigt werden zu können, stimmen aber mit meinen Resultaten vollkommen überein. Er zeigt u. a., dass wenn beide Eltern Blässe haben, diese Kälber mit Weisskopf bekommen können, eine Tatsache die ich 1923 erwähnte.

ZITIERTE LITERATUR.

1. BOL, C. J. A. C. 1926. Genetische analyse van kleuren, veerpatronen, tinten en afteekeningen bij postduiden. Genetica, Deel VIII, Afl. 1 en 2.
2. FUNKQUIST, H. und BOMAN, N. 1923. Vererbung »Weisser Abzeichen» bei Rindern. Hereditas IV. (Druckfehler: Seite 74, Zeile 20 steht homozygotisch, lies heterozygotisch.)
3. HAECKER, V. 1918. Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse. Jena.
4. JOHANNSEN, W. 1913. Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 2. Aufl. Jena.
5. KRÖNING, F. 1924. Über die Modifikabilität der Säugerscheckung. Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. 35.
6. KUHN, O. 1926. Die Scheckung der Haustaube und ihrer Kulturrassen. Züchtungskunde, Bd. 1, Heft 8.
7. LAUPRECHT, E. 1925. Über die Zeichnung des schwarzbunten Niederungsrindes, Züchtungskunde, Bd. 1, Heft 6.
8. — 1926. Über die Scheckung des schwarzbunten Niederungsrindes und ihre Vererbung. Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd XL. Heft 3.

9. Nachtsheim, H. 1924. Referat. Über die Modifikabilität der Säugerscheckung. Zeitschr. f. Tierzüchtung und Züchtungsbiologie, Bd II, Heft 2.
10. — 1926. Referat. Über die Scheckung des schwarzbunten Niederungsrindes und ihre Vererbung. Zeitschr. f. Tierzüchtung und Züchtungsbiologie, Bd V, Heft 3.
11. Plate, L. 1913. Vererbungslehre. Leipzig.
12. Roberts, J. A. Fraser. 1926. Colour inheritance in sheep. Journal of Genetics, Vol. 17, No. 1.

CONTRIBUTIONS TO THE GENETICS OF BARLEY

II: THE DEVELOPMENT OF THE KERNEL BASIS AND ITS RELATION TO DENSITY

BY *HANS* AND *OLOF TEDIN*
SVALÖF

THE development of the glume-basis on the dorsal side of the kernel was first used by ATTERBERG (1899, and previous publications) in the classification of barley-varieties. He distinguishes three types of basis: *verum*, with a transversal nick; *falsum*, without the nick, but with the dorsal side bevelled; *spurium*, without both the nick and the bevelling. This character was used as an auxiliary in distinguishing between the varieties *erectum* and *nutans*, the main characteristics of which were the dense and usually erect, respectively the lax and nicking ears. The lax-eared *nutans* as well as the corresponding variety with fertile lateral florets, *vulgare*, always belonged to the *falsum*-type, the dense-eared *erectum*, as well as the extremely dense-eared *zeochritum* and the corresponding dense-eared six-rowed variety *hexastichum* were all either *verum* or *spurium*. Forms, more or less intermediate between *verum* and *falsum*, were found in the group *parallellum*, which with fertile lateral florets has a density intermediate between *hexastichum* and *vulgare*.

After ATTERBERG the development of the basis has been used in the classification of barley by several authors, all of which seem to have found the same relationship, as did ATTERBERG, between density of the ear and the development of the corn-basis. An attempt has also been made by BOLIN (1897) to explain this relation as a mechanical one: the density of the ear forces the kernels into an outward directed position, and the nick on the basal part of the outer glume should be caused by this »bending out» of the kernel. In the same paper, however, BOLIN mentions the existence of a Scotch variety of barley, »Duckbill», that with a very dense ear combines a typical *falsum*-basis, a fact that speaks against the suggested explanation of the nick. This »Duckbill» and another line, »Törnsäter-barley», both mentioned

by ATTERBERG (1892) are the most striking exceptions we have found in the literature, to the rule that lax ears always are connected with *falsum*-basis, dense ears with *verum*- or *spurium*-basis. The intermediates between *verum* and *falsum* found by ATTERBERG among the *parallellum*-varieties may also be mentioned here, and further the line *0103*, mentioned by H. TEDIN (1908), which is a *nutans* in density, but which in respect to the basis is an intermediate between *verum* and *falsum*. In spite of those exceptions to the rule mentioned, this seems to have been generally accepted as correct, and the development of the basis is used in seed-certification as a means of distinguishing between *erectum* and *nutans* varieties. The occurrence of a line with a typical *verum*-basis combined with the lax, nicking ears of a typical *nutans*-variety, to be discussed in this paper, is thus of some practical consequence, since it to some extent invalidates the use of the basis in the classification of barley and the certification of seed-samples.

Very little seems to be known about the genetics of the characters of the corn-basis. BOLIN (1897), in his already quoted paper, states that the hybrid between *verum* and *falsum* lacks the nick of *verum* but is a little swollen on the dorsal side just at the basis. TSCHERMAK (in FRUWIRTH 1923, page 323) states that usually the nick is incompletely dominant, but that sometimes the hybrid is intermediate. TSCHERMAK says, however, (translation and italics by the present authors): »The development of the corn-basis with a *transversal nick, the falsum of* ATTERBERG, seems in most combinations to dominate phenotypically over the development of the corn basis with a *bevelled surface, the verum of* ATTERBERG . . .». This changing of the names of the types makes it somewhat difficult to know, whether it is the transversal nick (*verum* of ATTERBERG), or the *falsum* (bevelled surface) that really is meant to be dominant. In our work, to be discussed below, we have never found the nick, but always the bevelled surface dominating, and we have never had any difficulty whatsoever in classifying in F_2 and following generations between on one hand *verum*, always constant in the next generation, and *falsum*, constant or segregating in the next generation. Thus our experience with regard to the clearness of the segregation does not agree with TSCHERMAK'S who states that several intermediate forms occur in the segregating generations. The difference in respect both to dominance and segregation may be due to the different lines used, and indicates the existence of modifiers of the kernel-basis, not involved in the crosses to be described here. TSCHERMAK finally states, however, that the

relation (*verum* plus intermediates): (*falsum*) always is 3 : 1, thus indicating the existence of one main factor.

The above quoted short notes is all we have been able to find in the literature concerning the inheritance of the *verum* and *falsum* characters, and thus we find it opportune, already now to give an account of our work with those characters, in spite of the fact that some questions still remain unanswered. As will be shown in the discussion, some of the questions arisen during the work will require for their solution an immense material, and we are rather doubtful whether it will be possible at present to solve them definitely, especially since it seems impossible, under our conditions, to get more than an average of about 30—40 individuals in the progeny of a single barley-plant.

In 1920 a line in F_{12} of a cross between the two *nutans* varieties *Hannchen* and *Gullkorn* (Golden barley), several times purified by individual selection, and having constantly shown the *falsum*-character, was contaminated with individuals of *verum*-type. Mechanical mixture or natural crossing seemed for several reasons out of question, especially since the aberrant plants in every other respect were similar to the main bulk of the mother line. Without the possibility of proving definitely that a factor-mutation had occurred we therefore supposed that so was the case, and that the mutation corresponded to the factorial difference between the common *verum* and *falsum* types. Crosses were made in 1923 between the mutant and the two original *nutans*-varieties, *Hannchen* and *Gullkorn*, and further with a typical *erectum-verum* variety: *Primus*. In all three cases F_1 showed a *falsum*-basis, the mutant × *Primus* cross thus giving a synthesis of this character.

In F_2 of the cross mutant × *Hannchen* there were 609 *falsum* and 226 *verum*, corresponding to a segregation in 2,917 : 1,083, $D/m_k =$ 0,083/0,060 = 1,38. In F_2 of the cross mutant × *Gullkorn* there were 558 *falsum* and 189 *verum*, or 2,988 : 1,012, $D/m_k =$ 0,012/0,063 = 0,19. In both crosses there was a sufficient agreement with the expected monohybrid numbers. Since in the cross between the two *verum* varieties, the mutant and *Primus*, F_1 was *falsum*, the existence of two complementary factors was indicated, and a segregation in 9 *falsum* : 7 *verum* was to be expected in F_2. In fact, F_2 of this cross showed 939 *falsum* and 840 *verum*, or 8,445 : 7,555; $D/m_k =$ 0,555/0,188 = 2,95. The agreement with the expected numbers is poor, but there can hardly be any doubt that the segregation belongs to the 9 : 7 type, and that it thus may be allowed to give the factorial scheme for the crosses as follows:

mutant × *Hannchen*: $Er_1Er_1er_2er_2 \times Er_1Er_1Er_2Er_2$
» × *Gullkorn*: the same
» × *Primus*: $Er_1Er_1er_2er_2 \times er_1er_1Er_2Er_2$.

To the known factors of barley have been added Er_1 and Er_2, complementary factors for the development of a *falsum*-basis, which thus has the constitution $Er_1Er_1Er_2Er_2$, whereas *verum*-basis may be constituted $Er_1Er_1er_2er_2$, $er_1er_1Er_2Er_2$ or $er_1er_1er_2er_2$. Whether the possible genotypical constitutions are equally common among the existing lines of *erectum-verum* is an entirely open question.

As has already been pointed out, the agreement between the expected and the actual numbers in F_2 is pretty poor, the *verum*-type being supernumerary. We think it very probable, that there exists a linkage between Er_1 and Er_2, but with 35—40 % crossing over, and thus very hard to prove definitely. If the crossing over is 40 %, the segregation in F_2 should be 8,64 *falsum* : 7,36 *verum*, numbers that fit the actual ones a good deal better than does 9 : 7. But the further proof to be obtained by the growing of an F_3-generation fails nearly completely, because of the impossibility of getting the progenies of individual plants big enough.

With a crossing over of 40 % the gametic representation is 1,5 : 1. Of the $Er_1er_1Er_2er_2$ individuals in F_2 then 9 out of 13 are $\frac{Er_1er_2}{er_1Er_2}$ and repeat the segregation of F_2, the remaining 4 out of 13 are $\frac{Er_1Er_2}{er_1er_2}$ and must give too few *verum*, in fact the segregation should be 9,44 : 6,56. The difference between the numbers of the »repulsion-type» and those of the »linkage-type» is thus 0,80. The standard error of 8,64 : 7,36 is $\sqrt{\frac{63{,}5904}{n}}$, where $n =$ the number of individuals. By solving the equation $0{,}80 = \sqrt{\frac{63{,}5904}{n}}$, which gives $n = 99{,}36$, we find that with F_3-progenies of 100 individuals the expected numbers of the »repulsion-type» and of the »linkage-type» still fall within the simple standard error of one another, and that progenies of up towards 1000 individuals should be necessary to distinguish between the two types in F_3.

The separation of dihybrid F_3-families in »repulsion-type» and »linkage-type» thus being impossible, there is the possibility to determine in F_3 the numbers of constant *falsum*-families, those segregating in 3 : 1 (»monohybrid») and the dihybrids. Of those different groups

only the constant *falsum* can with certainty be recognized even on fairly small numbers, the separation of monohybrids and dihybrids again requires a higher number of individuals than the average obtained from a single plant. There seems to us, however, to exist a possibility to make a separation between monohybrids and dihybrids, which must give about the correct numbers. The standard error of 3 : 1 is $\sqrt{\frac{3}{n}}$, the standard error of 2,25 : 1,75, which is 9 : 7 reduced on the total 4, is $\sqrt{\frac{3{,}9375}{n}}$. Now there must be one realation, say $x : (4-x)$ that, independently of the number of individuals, with the same probability can be counted as a 3 : 1 or as a 2,25 : 1,75 segregation. This value is found by the solution of the equation: $\frac{x-2{,}25}{\sqrt{\frac{3{,}9375}{n}}} = \frac{3-x}{\sqrt{\frac{3}{n}}}$, which gives the value $x = 2{,}65$. Thus a segregation in 2,65 : 1,35, or in round numbers in 2 : 1, can with the same probability be counted as 3 : 1 or as 9 : 7. If now all families with a segregation in $2 + a : 1$ are counted as 3 : 1, all those that show $2 - a : 1$ again as 9 : 7, a fair separation should be obtained between the monohybrids and the dihybrids. It is true, that some families with $2 + a : 1$ probably are dihybrids, and that some of those with $2 - a : 1$ are monohybrids. And it is further true, since m_k of 2,25 : 1,75 is greater than m_k of 3 : 1, that a somewhat larger proportion of the dihybrids should fall on the »monohybrid» side of 2 : 1, than the proportion of monohybrids that falls on the »dihybrid» side. This means, that this method tends to show too small a number of dihybrids, as compared with the actual number existing, whereas by linkage there should be too many dihybrids.

The progeny of 336 F_2-plants was planted in F_3, giving rise to 150 constant *verum*-families, 17 constant *falsum*-families, and, with the above described method for distinguishing between monohybrids and dihybrids, 72 monohybrids and 97 dihybrids. The expectation by free combination of Er_1 and Er_2 is 147 constant *verum*, 21 constant *falsum*, and 84 in each of the two groups of segregating families. D/m for the different groups are: *verum* 3/9,1 = 0,33; *falsum* 4/4,1 = 0,98; monohybrids 12/7,9 = 1,52; dihybrids 13/7,9 = 1,65. It will be observed, that among those families *verum* is not supernumerary to the same extent as in the whole of F_2. For the planting in F_3 the total F_2-progenies of 5 F_1-individuals were used, and by mere chance too few *verum* were obtained, to be quite representative for the F_2 as a whole.

It will further be observed, that the quotient D/m in no instance is very great, thus the numbers obtained are by no means impossible if the factors are independently inherited. If a linkage with 40 % crossing over is presumed, there will, however, be a better agreement still between expected and actually found numbers. Expected numbers by free combination and by linkage, the actual numbers and the D/m are tabulated below.

	falsum	monohybrids	dihybrids	*verum*
Found..........	17	72	97	150
Expected by free combination ..	21	84	84	147
Difference/m ...	4/4,1 = 0,98	12/7,9 = 1,52	13/7,9 = 1,65	3/9,1 = 0,33
Expected by linkage and 40 % cross-over	13,4	80,6	87,4	154,6
Difference/m ...	3,6/3,6 = 1,0	8,6/7,8 = 1,1	9,6/7,8 = 1,3	4,6/9,4 = 0,49

If there had been some more *verum*-families, in the proportion found in the whole F_2, and a few constant *falsum*-families less than now, a linkage with only 33 % cross-overs could have been presumed, which would have given a still better fit for the monohybrids and dihybrids, with 74,7 respectively 93,3 expected.

Finally, as already pointed out, if Er_1 and Er_2 are linked with one another with 40 % cross-overs, the segregation of F_2 should be repeated in 9 dihybrid F_3-families out of 13, the other 4 out of 13 should show a segregation in 9,44 : 6,56. The result should be, for all the dihybrid F_3-families taken together, 8,89 : 7,11 or still too many *verum*, but a closer approach to 9 : 7 than in F_2. If all the presumably dihybrid F_3-families are summed together, we obtain 2377 *falsum* and 1952 *verum*, or 8,79 : 7,21. The deviation from 9 : 7 is 0,21, m_k is 0,12, and the deviation thus not quite twice the standard error. Even this result could therefore be taken as fitting with the presumption of free combination, but it fits still better with the presumption of linkage with a high percentage of crossing over. It must be observed, that all calculations on linkage have as yet been made with the assumption of a crossing-over of 40 %, which percentage is founded on the number of constant *falsum* families in F_3. Those families being recognized with full certainty, their number has been considered most important in calculating the cross-overs. They may, however, by mere chance be overrepresented in F_3, and the real cross-over-percentage may be only

about 33 %. We should then have had only 9,33 constant *falsum*-families against the obtained 17, and $D/m = 7{,}67/3{,}01 = 2{,}55$, a rather poor fit. On the other hand, as already pointed out, the numbers of monohybrid and dihybrid families fit very closely with the expected numbers with an assumed crossing-over of 33 %. Further, with 33 % cross-overs we should have 8,44 *falsum* : 7,56 *verum* in F_2, which gives a nearly absolute fit with the observed 8,45 : 7,55. And in this case 4 families out of 5 dihybrid ones in F_3 should have repeated the segregation of F_2, the fifth one should have shown 9,78 : 6,22, which for all dihybrid F_3-families would have given 8,72 : 7,28, or a still better fit with the obtained 8,79 : 7,21 than gives the 8,89 : 7,11 expected with a crossing-over of 40 %. (Even with this cross-over percentage, up towards 300 plants in each F_3-progeny would have been necessary for a separation of the »repulsion-type» from the »linkage-type».) Finally, if all the presumably monohybrid families are summed, we obtain 2863 *falsum* and 930 *verum*, or 3,019 : 0,981, $D/m_k = 0{,}019/0{,}028 = 0{,}68$. It is hard to understand, why *verum* should be supernumerary among the dihybrids but not among the monohybrids, if some sort of physiological disturbance, favoring *verum*, were the cause of the distorted numbers in the former case. Therefore, in spite of the fact that conclusive proof cannot be given, we consider it highly probable, that Er_1 and Er_2 are linked with one another, with a crossing over of between 33 % and 40 %.

THE RELATION BETWEEN THE CORN-BASIS AND THE DENSITY OF THE EAR.

The fact, that *falsum*-basis seems usually to be combined with the lax ears of *nutans*, made it seem desirable to study also the relations between those two characters in the present crosses. The small number of individuals obtainable in the different F_3-progenies naturally makes a study of a quantitative character, such as density, rather difficult, some results of interest have nevertheless been obtained. Already the fact, that the original »mutant» line did not show any difference in density from the mother-line, indicates that Er_2 should be without influence on the density. That so is the case is further shown by the results in F_2 of the crosses mutant × *Hannchen* and mutant × *Gullkorn*. The length of internodes 3—12 from the base of the ear on the tallest straw was measured; the empirical figure obtained is thus 10 times the average internode length. In F_2 of mutant × *Gullkorn* the

average for 578 measured *falsum*-individuals was 28,50 ± 0,090 and the average for 158 *verum*-individuals was 28,54 ∓ 0,17, and thus there was no difference between the Er_2 and the er_2 individuals. In F_2 of the cross mutant × *Hannchen* the average of 266 *falsum*-individuals was 29,88 ∓ 0,14 and that of 117 *verum*-individuals was 29,22 ∓ 0,15. In this case there was a difference in favour of the *falsum*-individuals of 0,66 ∓ 0,20, and therefore an indication of some influence on the part of Er_2 on the density. On the whole, however, the results indicate none or a very weak influence of Er_2. That Er_1 has some influence is then indicated by the results in F_2 of the cross mutant × *Primus*. The average of 376 *falsum*-individuals was here 28,03 ∓ 0,11, that of 324 *verum*-individuals was 26,67 ∓ 0,11, and thus a difference of 1,36 ∓ 0,16 is found here. In F_2 of this cross then half of the monohybrid F_3-families, the $Er_1Er_1Er_2er_2$-families, should show no correlation between the development of the corn-basis and the density of the ear, whereas the other half of the monohybrid families, those constituted $Er_1er_1Er_2Er_2$ should show such a correlation. Of the 72 monohybrid F_3-families, 66 were measured. By a mistake the internodes 4—15 were measured this year, and the results are therefore not directly comparable to those in F_2. They serve the purpose, however, and we have not recalculated them for 10 internodes. The average length of the 12 internodes measured is determined for each one of the 66 families, on one hand for the *falsum*-plants and on the other for the *verum*-plants, and then the difference between the average for *falsum* and that for *verum* is calculated. This difference ranks from — 1,0 (*verum* longest) to + 5,3, and the distribution of the differences is tabulated below.

Difference	÷ 1,4 — ÷ 1,0	÷ 0,9 — ÷ 0,5	÷ 0,4 — ∓ 0,0	+ 0,1 — + 0,5	+ 0,6 — + 1,0	+ 1,1 — + 1,5	+ 1,6 — + 2,0
Number of families	2	4	5	4	7	5	3

Difference	+ 2,1 — + 2,5	+ 2,6 — + 3,0	+ 3,1 — + 3,5	+ 3,6 — + 4,0	+ 4,1 — + 4,5	+ 4,6 — + 5,0	+ 5,1 — + 5,5
Number of families	4	5	1	9	11	5	1

Already the fact, that the differences are not evenly distributed around 0 seems to us to prove that they are not due to environmental modifications only. The small number of individuals in each family, and

the great modificability of the density, makes it useless to determine the statistical constants for each family, and the distribution on the curve does not show a distinct bimodality. All that can be concluded seems to be, that whereas Er_2 has an insignificant influence upon the density, there is a relation between Er_1 and lax ears on one hand and er_1 and dense ears on the other. Whether this relation is one of physiological correlation or of linkage between Er_1 and one or more factors for lax ears is an entirely open question, which only further extensive experiments may possibly solve. Save for the relation between corn-basis and density, we do not think it worth while now to publish our results concerning the latter character. They indicate, as far as they go, that density is determined by multiple factors of unknown number, thus agreeing with the results in one of the crosses of HAYES and HARLAN (1920, cited after HAYES and GARBER 1921), and, at least partly, with the results of v. UBISCH (1917, 1919).

SUMMARY.

1. The basis of the dorsal glume in barley can be developed in different ways: *verum*, with a transversal nick; *falsum* with a bevelled surface, *spurium* without both nick and bevelling.

2. In the classification of barley, the development of the basis has been used as an auxiliary in distinguishing between the varieties *erectum* and *nutans*, the dense ears of *erectum* being correlated with *verum* or *spurium*-basis, the loose ears of *nutans* with *falsum*-basis. A few exceptions from this rule can be found in the literature.

3. In a *nutans*-line with typical *falsum*-basis there occurred in 1920 individuals with *verum*-basis, which in other characters were identical with the mother-line. Those individuals were presumed to represent a mutation, and crosses between this »mutant» and two lines with *falsum*-basis gave a 3 : 1 segregation in F_2.

4. A cross between the mutant and *Primus*, a typical *erectum* with *verum*-basis, gave F_1 with *falsum*-basis and in F_2 a segregation that approached 9 : 7. Because of these results, two complementary factors are considered necessary for the development of the *falsum*-basis. Of those factors one, Er_2, was recessive in the mutant, the other, Er_1, in the *Primus*.

5. The segregation in F_2 in the last cross did not fit well with the expected 9 : 7 ratio, but showed too many of the recessive *verum*-basis.

This indicates a weak linkage between Er_1 and Er_2. The difficulties to prove such a weak linkage between two complementary factors are discussed. The material is analyzed in different ways, however, and although no conclusive proof is given, it is considered highly probable, that Er_1 and Er_2 are linked, with 33—40 % crossing-over.

6. The relations between the development of the corn-basis and the density of the ear are studied. The results indicate, that Er_2 has none or only a weak influence on the density, whereas Er_1 has longer ear-internodes than er_1. Whether this relation is due to a physiological correlation or to linkage cannot be decided with aid of the present material.

7. The results of the measurements of density indicate a segregation in multiple factors in the present cross, but they are not published in detail here.

LITERATURE CITED.

1. ATTERBERG, A. 1892. Nya kornvarieteter. Sveriges Utsädesförenings Tidskrift 2: 6—13.
2. — 1899. Die Varietäten und Formen der Gerste. Journal für Landwirtschaft 47: 1—44.
3. BOLIN, P. 1897. Några iakttagelser öfver vissa karaktärers olika nedärfningsförmåga vid hybridisering hos korn. Sveriges Utsädesförenings Tidskrift 7: 137—147.
4. FRUWIRTH, C. 1923. Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung, Bd. 4, 4te Auflage. Berlin. Paul Parey.
5. HAYES, H. K. and GARBER, R. J. 1921. Breeding crop plants. New York, McGraw-Hill.
6. HAYES, H. K. and HARLAN, H. V. 1920. The inheritance of the length of internode in the rachis of the barley spike. U. S. Dept. Agric. Bulletin 869.
7. TEDIN, H. 1908. Über die Merkmale der zweizeiligen Gerste, ihre Konstanz und ihren systematischen Wert. Deutsche landwirtschaftliche Presse, Jahrg. 1908, Heft 79—80.
8. UBISCH, G. v. 1917. Beitrag zu einer Faktorenanalyse von Gerste. Ztschr. für ind. Abstammungs- und Vererb.-Lehre 17: 120—152.
9. — 1919. II. Beitrag zu einer Faktorenanalyse von Gerste. Ztschr. für ind. Abstammungs- und Vererb.-Lehre 20: 65—117.

DIE VERERBUNG ROTER BLATTFARBE BEI PLANTAGO MAJOR

VON *C. HAMMARLUND*
WEIBULLSHOLM, LANDSKRONA

SCHON in einer früheren Mitteilung (HAMMARLUND 1921) wurde erwähnt, dass ich einen rotblättrigen Typus von *Plantago major* in Untersuchung habe. Die rote Ausgangspflanze wurde im Sommer 1916 im botanischen Garten zu Lund wildwachsend gefunden. Diese Pflanze stimmt mit in oben genannter Abhandlung als Typus 1 (normal) beschriebenen *Plantago major* mit Ausnahme der Farbe vollkommen überein. Alle chlorophyllhaltigen Organe sind nämlich sehr dunkelviolett — etwa wie die Blätter einer Blutbuche — gefärbt. Kürzlich habe ich diesen Typus als »rubra» bezeichnet. Diese »rubra» habe ich mit Typus 3, pyramidenförmig, (Fig. 4) und Typus 4, rosettenförmig, (Fig. 5) gekreuzt (HAMMARLUND 1921), um die Genetik der roten Blattfarbe zu studieren. Unten soll kurz über die erhaltenen Resultate berichtet werden.

I. ROSETTENFÖRMIG (TYPUS 4) × »RUBRA».

Diese Kreuzung gab in F_1 nur drei Pflanzen mit normalen Ähren und roten Blättern (in bezug auf die rote Farbe werden stets alle chlorophyllhaltigen Organe als Blätter bezeichnet), aber etwas lichter als die dunkelrote Vaterpflanze.

In F_2 wurden 440 Pflanzen untersucht, die folgende Spaltung zeigten.

	normal rot		normal grün		rosettenförmig rot		rosettenförmig grün
Gefunden	256	:	90	:	73	:	21
Berechnet n. 9 : 3 : 3 : 1	247,5	:	82,5	:	82,5	:	27,5
m_{abs}	± 10,41		± 8,19		± 8,19		± 5,08
D/m_{abs}	+ 0,82		+ 0,92		— 1,16		— 1,28

Berücksichtigt man nur die Rotblättrigkeit, was eigentlich die Aufgabe der vorliegenden Arbeit ist, so wird folgende, fast ideelle, monohybride Spaltung erhalten:

	rot		grün
Gefunden	329	:	111
Berechnet n. 3 : 1	330	:	110

$m_{abs} \pm 9{,}08$ und D/m_{abs} 0,11

Es scheint demnach, als ob »rubra» nur ein Gen, *R*, homozygotisch besitzt, das die dunkelrote Farbe der Blätter verursacht. Da in F_2 keine verzweigt- oder pyramidenährigen Pflanzen ausspalteten, muss also für »rubra» die Formel *NNBBCCRR* und für die rosettenförmige Mutterpflanze *NNbbCCrr* (vgl. HAMMARLUND 1921) vorläufig angenommen werden.

II. PYRAMIDENFÖRMIG (TYPUS 3) × »RUBRA».

Im Gegensatz zu oben genannter Kreuzung wird diese spontan ausgeführt. Wegen der Kleinheit der Blüten von *Plantago* misslingen artifizielle Kreuzungen oft, weshalb ich stets als Reserve für spontane Bestäubung sorgte. In diesem Fall sind alle artifiziell vorgenommenen Kreuzungen misslungen. Die spontane Kreuzung kam folgendermassen zustande. Eine grünblättrige *Plantago major* mit pyramidenförmigen Ähren wurde so gepflanzt, dass sie von einer grossen Anzahl D_2-Pflanzen der ursprünglichen »rubra» dicht umgeben war. So wurde sie frei abblühen gelassen. Im Herbste wurden die Ähren eingesammelt, getrocknet und bis zum nächsten Frühjahr aufbewahrt. Dann wurden die Kapseln je für sich geöffnet, die Samen herausgenommen und zur Keimung auf feuchtes Fliesspapier gelegt. Alle roten Keimpflanzen wurden in sterile Erde gepflanzt und später ins Freie ausgepflanzt. In dieser Weise wurden 13 Pflanzen als F_1 gezogen. Alle hatten normale Ähren und waren dunkelrot. Es war jedoch schon früh zu sehen, dass man zwei verschiedene Farbennuancen unterscheiden konnte, eine sehr dunkelrote, 5 Pflanzen, die eine tiefere Rotfärbung zeigten als »rubra», und eine etwas hellere, 8 Pflanzen, die ein wenig lichtere Farbe zeigten als »rubra». Diese werden als »lichtrot» bezeichnet, obwohl die Blätter fast so dunkel waren wie die einer Blutbuche, jene als »dunkelrot».

Auf sämtlichen Pflanzen wurden einige Ähren vor dem Blühen mit Pergamintüten isoliert. Im folgenden Jahr wurden die Samen in sterile Erde gesät und später ins Freie ausgepflanzt. Dass es richtig war die F_1-Pflanzen in 5 »dunkelrote» und 8 »lichtrote» einzuteilen, zeigen deutlich die in F_2 erhaltenen Resultate.

Die Deszendenten der »lichtroten» Pflanzen waren auf 8 Parzellen verteilt. Anfangs sind nur 100 Samen jeder Parzelle ausgesät worden. Schon frühzeitig wurde aber gefunden, dass diese Anzahl zu klein war, weshalb eine neue Saat vorgenommen wurde wobei auf jede Parzelle 650 Samen gelangten. Insgesamt wurden 4949 F_2-Pflanzen erhalten. Die Spaltungszahlen sind in Tabelle 1 zusammengestellt.

TABELLE 1. *F_2 nach »lichtroten» F_1-Pflanzen.*

	Rotblättrige			Grünblättrige			Summe
	normale Ähren	rosettenf. Ähren	pyramidenf. Ähren	normale Ähren	rosettenf. Ähren	pyramidenf. Ähren	
Gefunden	3724	887	314	19	2	3	4949
Berechnet	3697,25	924,31	308,10	14,51	3,62	1,21	4949
m_{abs}.........	± 30,58	± 27,47	± 16,98	± 3,80	± 1,90	± 1,10	—
D/m_{abs} ...	+ 0,88	— 1,36	+ 0,35	+ 1,18	— 0,85	+ 1,63	—

Die Zahlen sind für eine Spaltung 3060 : 765 : 255 : 12 : 3 : 1 berechnet und stimmen sehr gut überein, was aus den Werten für D/m_{abs} hervorgeht. Die Spaltung der Ährenform bildet eine gute Bestätigung meiner früheren Untersuchungen (HAMMARLUND 1921). Wird nur die Rotblättrigkeit berücksichtigt, werden folgenden Zahlen erhalten:

	Rotblättrige		Grünblättrige	Summe
Gefunden	4925	:	24	4949
Berechnet nach 255 : 1	4929,67	:	19,33	4949

m_{abs} ± 4,28; D = 4,67; D/m_{abs} = 1,06.

Hier liegt also eine gute Spaltung nach 255 : 1 vor.

Auch in den Einzelparzellen ist die Übereinstimmung gut, wenn man von einer einzigen Parzelle mit 614 : 6 absieht. D/m_{abs} ist hier allerdings 2,31, die Zahlen stimmen aber weit besser mit 63 : 1 überein, hierbei erhält man für D/m 1,18. Trotzdem gehört auch diesem Parzelle zum gleichen Spaltungstypus wie die übrigen, nämlich 255 : 1, was sich vor allem aus F_3 ergibt. Die rote Farbe der Blätter variierte in F_2 sehr stark, sodass alle Übergänge von dunkelrot bis zu schwacher oft fleckenweise auftretender Rotfärbung anzutreffen waren. Nach diesen Resultaten muss demnach angenommen werden, dass die Rotblättrigkeit der »rubra» von vier kumulativ wirkenden, polymeren Faktoren, R_1, R_2, R_3, R_4, bedingt ist.

In F_2 wurden ohne Selektion 1,000 Pflanzen mit Pergamintüten isoliert. Bei der Ernte wurde eine Anzahl, die nicht sicher isoliert waren da die Pergamintüten Löcher hatten, kassiert. Doch wurden von 872 sicher isolierten Pflanzen Samen erhalten. Von diesen waren 10 grünblättrig, die nach der Aussaat konstant grün blieben. Im ganzen wurden von diesen grünen 489 F_3-Pflanzen untersucht.

Die F_3-Generation wurde nur an Keimpflanzen oder jungen Pflanzen untersucht und somit nur auf die Blattfarbe analysiert. Anfangs wurden von jeder F_2-Pflanze nur 50 Samen in sterile Erde auf Tellern gesät. Nach der Keimung wurden die Teller einige Tage ins Freie gestellt. Dann wurden alle sicher roten herausgenommen. Die grünen wurden zur Nachkontrolle ausgepflanzt.

In dieser ersten Aussaat konnten 28 Parzellen von den übrigen als 3 : 1 spaltend getrennt werden; es waren im ganzen 1,298 Individuen, die in folgender Weise spalteten.

	rot		grün	Summe
Gefunden	987	:	311	1298
Berechnet nach 3 : 1	973,50	:	328,50	1298

$m_{abs} \pm 15{,}60$, $D = 13{,}50$, $D/m_{abs} = 0{,}87$.

Von allen übrigen wurden in oben beschriebener Weise noch 100 Samen zur Keimung gelegt und in bezug auf Blattfarbe analysiert. Hier wie in früheren und folgenden Fällen werden alle grünen, d. s. nicht sicher roten Individuen, ins Freie ausgepflanzt. Wurden unter diesen später rotblättrige Pflanzen angetroffen, was sehr selten der Fall war, so wurden sie ganz natürlich zu den roten im Protokoll gerechnet. Nach dieser zweiten Aussaat wurden 71 Parzellen, die sicher nach 15 : 1 spalteten, festgestellt. Die Spaltungszahlen für die 9972 Pflanzen waren

	rot		grün	Summe
Gefunden	9323	:	649	9972
Berechnet nach 15 : 1	9348,75	:	623,25	9972

$m_{abs} \pm 24{,}17$, $D = 25{,}75$, $D/m_{abs} = 1{,}07$.

Nach allmählicher Steigerung der Individuenanzahl auf zwei, vier und acht Hundert in jeder Parzelle, wurden 104 Parzellen, die eine Spaltung von 63 : 1 zeigten, gefunden.

Folgende Spaltungszahlen wurden für diesen Spaltungstypus erhalten:

	rot		grün	Summe
Gefunden	19628	:	340	19968
Berechnet nach 63 : 1..	19656,0	:	312,0	19968

$m_{abs} \pm 17{,}53$, $D = 28{,}00$, $D/m_{abs} = 1{,}60$.

Schliesslich wurden 40 Parzellen gefunden, die nach 255 : 1 spalteten und untenstehende Zahlen ergaben.

	rot		grün	Summe
Gefunden	30613	:	115	30728
Berechnet nach 255 : 1	30607,97	:	120,03	30728

$m_{abs} \pm 10{,}93$, $D = 5{,}03$, $D/m_{abs} = 0{,}46$.

In den übrigen 619 Parzellen sind keine grünen Pflanzen aufgetreten. Zur Feststellung ob sie wirklich konstant sind, wurden für jede Parzelle so viele Samen abgewogen, dass für jede ungefähr 1500 Keimpflanzen erhalten wurden. Die Samen wurden zur Keimung gelegt und es war interessant zu sehen, dass in diesen 619 Parzellen keine grünen Individuen auftraten. In dieser Gruppe wurde von einer Bestimmung der wirklichen Individuenanzahl Abstand genommen.

Eine Zusammenstellung der in F_3 erhaltenen Verteilung der verschiedenen Spaltungstypen finden wir in Tabelle 2.

TABELLE 2. *Parzellenverteilung in F_3.*

Spaltung	Berechnet auf 255	Gefunden auf 862	Berechnet auf 862	m_{abs}	D	D/m_{abs}
3:1	8	28	27,04	± 5,11	+ 0,96	+ 0,19
15:1	24	71	81,13	± 8,57	— 10,13	— 1,18
63:1	32	104	108,17	± 9,72	— 4,17	— 0,47
255:1	16	40	54,09	± 7,12	— 14,09	— 1,98
konstant	175	619	591,57	± 13,62	+ 27,43	+ 2,01

Wegen Platzmangel ist es nicht möglich die Spaltungszahlen der Einzelparzellen mitzuteilen. Sie waren aber durchweg sehr gut. Es war ja auch das Material zur Erhaltung guter Spaltungszahlen sehr geeignet. Die Keimfähigkeit der Samen war eine sehr gute, stets nahezu 100 %, und war die Spaltung nicht so gut wie erwünscht, so bereitete es keine grösseren Schwierigkeiten durch Aussähen einiger weiterer Hundert Samen eine Verbesserung der Zahlen zu erhalten; an Samen

bestand kein Mangel, da jede Ähre Tausende von Samen lieferte. Auch hinsichtlich des Platzes ist *Plantago major* sehr bequem zu bearbeiten, da man wie im vorliegenden Falle nur Keimpflanzen benötigte, von denen man in einer Parzelle von etwa einem Quadratdezimeter Hunderte haben kann.

Auch die Verteilung der Parzellen in F_3 ist zufriedenstellend. Die Anzahl der Konstanten ist allerdings zu hoch und die mit Spaltung 255 : 1 zu klein, da der Wert für D/m in beiden Fällen etwa 2 beträgt. Es ist wahrscheinlich, dass einige der Konstanten nur scheinbar konstant waren und in Wirklichkeit zu den 255 : 1 Spaltenden zu rechnen waren. Zur Feststellung der Konstanz wurden ja nur etwa 1,500 Individuen verwendet. In Wirklichkeit ist dies aber eine zu kleine Zahl, denn nimmt man an, dass eine Parzelle mit 1,500 Pflanzen nur scheinbar konstant ist und in Wirklichkeit nach 255 : 1 spaltet, erhält man für die gefundene Spaltungszahl 1500 : 0 einen Wert von D/m = 2,48. Mit der Formel:

$$n = \left(\frac{D}{m}\right)^2 \cdot (4^f - 1),$$

in der f die Anzahl der polymeren Faktoren bedeutet (hier = 4), ist leicht festzustellen, dass man mit dem Wert 0 für die Rezessiven und für D/m = 2,5 resp. 3 eine Individuenanzahl von 1594 resp. 2295 haben muss. Die Werte für D/m = 2,5 und 3,0 hat man nach JOHANNSEN (1926) in 1,2 % resp. 0,3 % der Parzellen zu erwarten. Für eine verdoppelte Anzahl von Individuen der »konstanten» Parzellen ist es demnach wahrscheinlich, dass eine kleinere Verschiebung der Verteilung der F_3-Parzellen in verbessernder Richtung eintritt. Trotz der nicht so guten Zahlen für die konstanten und nach 255 : 1 spaltenden Parzellen ist die Verteilung der verschiedenen Spaltungstypen in F_3 doch so gut, dass sie einen adequaten Beweis dafür liefern, dass wir es in bezug auf die lichtgrünen F_1-Pflanzen mit 4 kumulativen polymeren Faktoren zu tun haben.

Die 5 »dunkelroten» F_1-Pflanzen haben ein ganz anderes Resultat ergeben. Sie wurden alle wie die »lichtroten» mit Pergamintüten isoliert, im nächsten Frühjahr je für sich in sterile Erde ausgesät und später ins Freie ausgepflanzt. In den vier Parzellen mit zusammen 8939 Individuen wurde keine einzige grünblättrige gefunden. In der fünften Parzelle mit 3483 Pflanzen trat eine grünblättrige Pflanze auf. Alle 12422 Pflanzen hatten aber normale Ähren. Auch die Blattfarbe war vollkommen uniform dunkelrot. F_3, wo ich die Deszendenten von

92 verschiedenen F_2-Pflanzen aus oben genannter Parz. 5 untersuchte, ergab keine Spaltung, weshalb die in F_2 gefundene grünblättrige Pflanze sicherlich eine Einmischung darstellt. Am einfachsten wäre es dieses Verhalten der »dunkelroten» F_1-Pflanzen als Einmischungen zu erklären, trotzdem ich mit grosser Sorgfalt gearbeitet habe. Es ist jedoch ein Umstand vorhanden, der einer solchen Erklärung widerspricht, nämlich der, dass die »dunkelroten» F_1-Pflanzen und ihre Deszendenten in F_2 und F_3 stets etwas dunkler gefärbt waren als die Ausgangspflanze »rubra» und ihre Deszendenten. Die Annahme, dass die F_1-Pflanzen zur Apogamie übergegangen seien, wurde durch ausgeführte zytologische Untersuchungen bis jetzt nicht bewiesen; aber auch nicht wahrscheinlich gemacht. Ich ziehe es deshalb vor bis auf weiteres von einer Erklärung dieser Erscheinung abzusehen.

Was das übrige Material betrifft, so ist es einwandfrei bewiesen, dass hier ein schönes Beispiel für die schon von MENDEL (1865) aufgestellte und von NILSSON-EHLE (1909 u. a.) bewiesene Theorie der polymeren Faktoren vorliegt. NILSSON-EHLE hat in seinem Material, z. B. Rotkernigkeit beim Weizen, 3 solche Faktoren gefunden. Im hier beschriebenen Falle liegen tatsächlich vier solche polymere Faktoren vor. In der Kreuzung »rosettenförmig» × »rubra» ist aber die Spaltung in F_2 eine schöne monofaktorielle. Um diese beiden Kreuzungen in Einklang mit einander zu bringen, muss noch ein Faktor G, ein Grundfaktor für Farbe angenommen werden. Danach sollen also die verschiedenen verwendeten Typen von *Plantago major* folgende Formeln haben:

rubra (normalährig) $NNBBCCGGR_1R_1R_2R_2R_3R_3R_4R_4$
rosettenförmig $NNbbCCggr_1r_1r_2r_2r_3r_3r_4r_4$
pyramidenförmig $NNbbccGGr_1r_1r_2r_2r_3r_3r_4r_4$

Nach dieser Annahme ist also die Spaltung in F_2 in der Kreuzung rosettenförmig × »rubra» phänotypisch von der Spaltung rot : grün des G-Faktors abhängig. Im Gegenteil hierzu ist in der Kreuzung pyramidenförmig × »rubra» bei beiden Eltern GG homozygotisch vorhanden, was das freie Spiel der vier polymeren Faktoren schon in F_2 auslöst. Vielleicht gibt es noch einen oder einige Rotfaktoren, nämlich in den »dunkelroten» F_1-Pflanzen, die in F_2 nicht spalteten, da bei diesen Pflanzen eine dunklere rote Farbe vorhanden war. Diese Annahme müsste aber erst durch fortgesetzte Untersuchungen bestätigt werden.

ZITIERTE LITERATUR.

1. HAMMARLUND, C. 1921. Über die Vererbung anormaler Ähren bei *Plantago major*. Hereditas. Bd. II.
2. JOHANNSEN, W. 1926. Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 3. Aufl. Jena.
3. MENDEL, G. 1865. Versuche über Pflanzenhybriden. Verh. d. naturf. Ver. in Brünn. Bd. IV.
4. NILSSON-EHLE, H. 1909. Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. Lunds Univ. Årsskr., N. F. Afd. 2, Bd. 5.

WEITERE STUDIEN ÜBER SPELTOID-CHIMÄREN BEI TRITICUM VULGARE

VON *Å. ÅKERMAN*
SVALÖF

IN einer im Jahre 1920 in dieser Zeitschrift erschienenen Arbeit (ÅKERMAN 1920) wurde kurz über einige Weizenpflanzen berichtet, deren Ährchen zum Teil dem gewöhnlichen *vulgare*-Typus angehörten, zum Teil aber speltoidähnlich ausgebildete Hüllspelzen hatten (vergl. (NILSSON-EHLE 1917). Drei von diesen spontan entstandenen Chimären gaben eine konstant *vulgare*-ähnliche Nachkommenschaft. Diejenige der vierten zeigte dagegen Spaltung in Speltoidheterozygoten und Normaltypen und zwar so, dass aus den Körnern, die innerhalb der normalen Hüllspelzen sassen, nur Pflanzen vom Normaltypus — also typische *vulgare*-Pflanzen — entstanden, während die Nachkommen der speltoiden Teile in Normaltypen und Speltoidheterozygoten spalteten. Dass die letzterwähnte Pflanze eine wirkliche Chimäre war, mit Sektoren verschiedener Anlagetypen, war also sehr wahrscheinlich. Es schien mir aber schon auf Basis der damals gemachten Erfahrungen berechtigt, den Schluss zu ziehen, dass auch die anderen Pflanzen wirkliche Chimären waren und also nicht, wie man sich auch die Sache vorstellen könnte, nur Normaltypen mit infolge Modifikation zum Teil speltoidähnlich ausgebildeten Hüllspelzen. Der Umstand, dass in ihrer Nachkommenschaft nur Normaltypen vorkamen, wurde durch die Annahme erklärt, dass der speltoide Sektor nur das Epidermisgewebe umfasste, nicht aber die subepidermale Zellschicht, aus dem die Geschlechtszellen bezw. die Körner entstehen (KÖRNICKE 1897). Dagegen hätte aber auf Basis der damaligen Auffassung über die Entstehung der Blattorgane mit einer gewissen Berechtigung der Einwand erhoben werden können, dass es doch kaum anzunehmen sei, dass die Hüllspelzen so vollständig mit denjenigen der Speltoide übereingestimmt hätten, wenn nur die Epidermis, nicht aber die darunterliegenden Zellschichten speltoid veranlagt gewesen wären.

Für viele andere Pflanzen wäre dieser Einwand motiviert gewesen, hier aber nicht. Denn die Blätter des Weizens sowie der übrigen Gramineen scheinen, im Gegensatz zu denjenigen anderer Angiosper-

men, rein dermatogene Bildungen zu sein. In jedem Falle zeigen die schönen Untersuchungen RÖSLER's (1923), dass wenigstens der junge Blatthöcker des Weizens nur von Dermatogenzellen gebildet wird[1]. Auch DOULIOT (1891), dessen kleine Arbeit ich erst durch diejenige RÖSLER's kennen gelernt habe, hat übrigens schon dasselbe konstatieren können. DOULIOT behauptet sogar, dass der dermatogene Blatthöcker aus einer einzigen Zelle hervorgeht, was nach RÖSLER (Originalmanuscript, S. 35) doch nicht richtig ist. Nehmen wir nun an, dass auch in der weiteren Entwicklung des Blattes nur das Dermatogen oder dieses wenigstens in hervorragendem Masse an dem Blattaufbau beteiligt ist — was sehr wahrscheinlich ist — und dass also die Epidermis und das Parenchym des Blattes von derselben Schicht des Urmeristems gebildet werden, so musste man geradezu erwarten, dass die Hüllspelzen dieser Chimären mit denjenigen gewöhnlicher Speltoidheterozygoten völlig übereinstimmten, trotzdem nur das Epidermisgewebe speltoid veranlagt war.

Chimären dieser Art sind später auch von LINDHARD (1922, S. 19) und KAJANUS (1923, S. 63) beobachtet worden. Diejenige von KAJANUS gab in der Nachkommenschaft lauter *vulgare*-Pflanzen, während die von LINDHARD mehr kompliziert gewesen zu sein scheint. Diese Chimäre hatte ausser 5 normalen *Compactum*-Ähren mit 16 mm. Ährendichtigkeit eine abnorme Ähre mit 29 mm. Ährendichtigkeit, welche auf der einen Seite Hüllspelzen von typischer Speltoidheterozygotenbeschaffenheit aufwies, auf der anderen Seite, von der Verlängung abgesehen, *compactum*-ähnlich war. Trotz eines stark reduzierten Pflanzenbestandes »trat», schreibt LINDHARD, »der Unterschied in den Zahlenverhältnissen der Nachkommenschaft dieser und der übrigen Ähren jedoch in der bedeutend höheren Anzahl Speltoidheterozygoten hervor».

In Kreuzungen zwischen *Triticum spelta* und *vulgare* hat auch G. NILSSON-LEISSNER (1925) spontan entstandene Chimären dieser Art beobachtet. Hier waren es gewöhnlich heterozygotisch veranlagte Pflanzen, die einen epidermalen Sektor vom Normaltypus ausspalteten. Es kam aber ausserdem eine Chimärenpflanze vor, deren Nachkommen-

[1] Leider wurde von dieser Arbeit infolge der schlechten ökonomischen Verhältnisse in Deutschland in den Jahren 1922—1923 nur ein kurzer Auszug gedruckt. Durch freundliches Entgegenkommen von Prof. W. RUHLAND in Leipzig war es mir aber möglich, das im dortigen botanischen Institut deponierte Originalmanuscript zu leihen. Wie mir Prof. BUDER, auf dessen Veranlassung s. Z. die RÖSLER'chen Untersuchungen durchgeführt wurden, mitteilt, steht die Drucklegung der Arbeit in nächster Zeit bevor.

schaft konstant speltoid war. In diesem Fall wurde angenommen, dass der *vulgare*-ähnliche Sektor durch vegetative Spaltung hinsichtlich ährenverlängender Modifikationsfaktoren entstanden war.

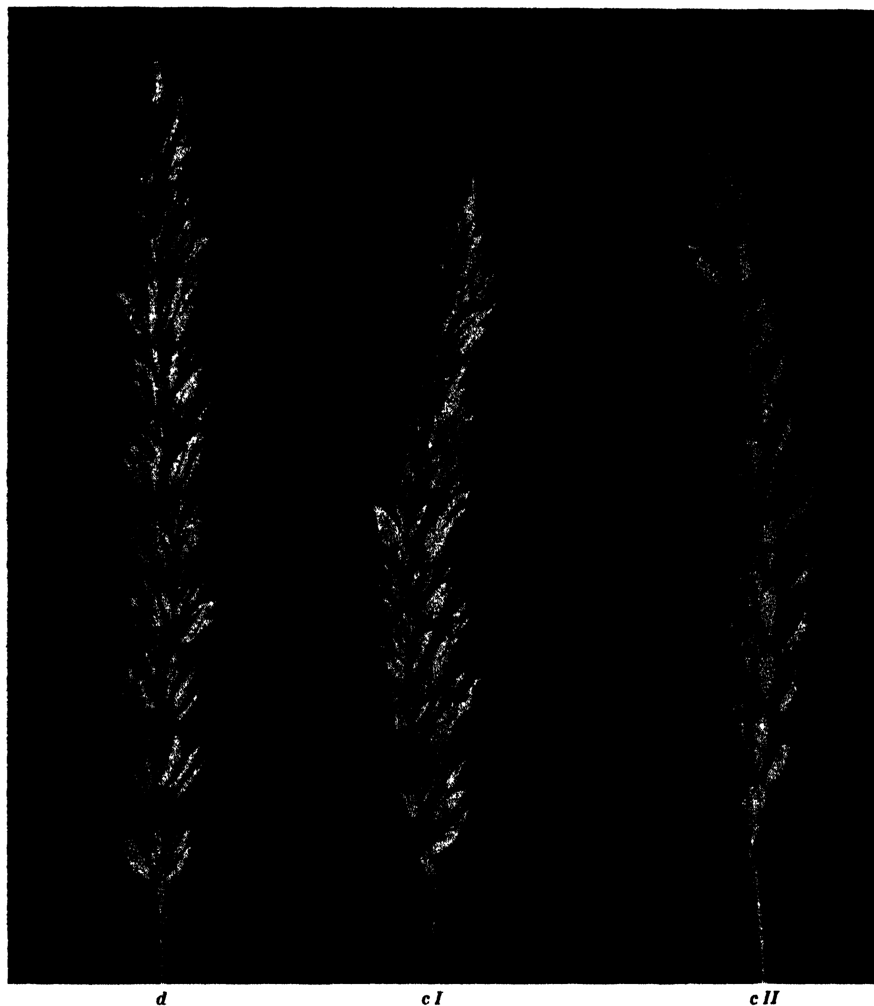


Photo. C. Wetterstrand.

Fig. 1. Ähre *d* mit lauter normalen Hüllspelzen. Ähre *c*, Seite I mit normalen, II mit 5 speltoiden Hüllspelzen an der rechten Flanke. Die übrigen normal *vulgare*-ähnlich.

Spontan entstandene Periclinalchimären mit einem Sektor, der nur die Epidermis umfasste, wurden auch von CLAUSEN und GOODSPEED (1922) bei *Nicotiana tabacum* beobachtet. Es handelt sich hier

um Variationen in der Blütenfarbe. Ausser durch Studien der Nachkommenschaft wurde auch durch Aufziehen von Wurzelstecklingen festgestellt, dass das subepidermale Gewebe der »mutierten Sprosse» von demselben Genotypus war wie dasjenige der normalen.



Photo. C. Wetterstrand.

Fig. 2. Ähre *b* von den beiden Flanken gesehen. *1* mit lauter speltoiden, stark zugedrückten Hüllspelzen und *2* mit den meisten Hüllspelzen *vulgare*-ähnlich. Im oberen Teil der Ähre kommen aber auch hier speltoide Spelzen vor.

Auch bei der »dark-crown» Form von *Zea Mays* (Emerson 1917 und 1922) wurde eine ähnliche Verteilung der verschiedenen Komponenten festgestellt.

Bei meinen Weizenarbeiten in Svalöf habe ich während der letzten Jahre eine Menge Speltoidchimären angetroffen und auch die Spaltung in der Nachkommenschaft von mehreren derselben studiert. Die allermeisten zeigten sich dabei als Normaltypen mit einem epidermal heterozygotischen Sektor. Nur zwei waren komplizierter und zeigten auch in der subepidermalen Schicht eine verschiedene Verteilung der beiden Komponenten. Die eine dieser letzteren Chimären habe ich ziemlich eingehend studiert und im folgenden wird hier das Resultat dieser Studien vorgelegt.

Die fragliche Chimäre wurde im Jahre 1919 in der Nachkommenschaft einer Speltoidheterozygote aus südschwedischem Landweizen angetroffen. Ausser der Chimäre kamen 9 gewöhnliche Speltoidheterozygoten und

eine Pflanze vom Normaltypus vor. Da die Ernte im Jahre 1919 sehr verspätet vorgenommen wurde, konnten die Körner der Chimäre erst im Herbst 1920 ausgesät werden. Sie wurden dann in grossen Abständen (15 × 25 cm.) ausgepflanzt. Jede Ähre war im voraus genau skizziert und numeriert wie in Fig. 3 und 4, sodass die Nachkommenschaft jeder Blüte festgestellt werden konnte. Ehe wir aber die Chimäre und ihre Nachkommenschaft beschreiben, müssen wir die Spaltung und die verschiedenen abgespalteten Typen dieser Speltoidenreihe etwas näher kennen lernén.

In der Nachkommenschaft der Heterozygote wurden hier bis jetzt nur drei Typen erhalten: Der normale *vulgare*-Typus, die Heterozygote und ein konstantes, begranntes Speltoid. Der Unterschied zwischen diesen ist sehr deutlich und leicht festzustellen. Der Normaltypus hat ziemlich lange, unbegrannte, locker gebaute Ähren (vergl. Fig. 1). Die Hüllspelzen sind auch verhältnismässig lang und sitzen so lose, dass sie mit dem Finger sehr leicht nach unten gedrückt werden können. Ausserdem treten die Nerven nur im oberen Teil der Spelze deutlich hervor.

Bei der Heterozygote (Fig. 2) sind die Ähren länger und lockerer. Die Hüllspelzen sind dagegen kürzer als beim Normaltypus und oben wesentlich stärker abgestutzt. Der Spelzenschluss ist ferner viel fester, und die Heterozygote erinnert in dieser Hinsicht mehr an das homozygotische Speltoid, bei welchem die Hüllspelzen fast ebenso fest sitzen wie bei *Triticum spelta*. Sie sind überdies sowohl bei der Heterozygote als auch bei dem homozygotischen Speltoid bis zur Basis von den deutlich hervortretenden Nerven gleichmässig gestreift.

Die homozygotischen Speltoide haben ausserdem begrannte Ähren und die ganze Pflanze ist viel kleiner und schwächer als die anderen Typen.

Im Jahre 1921 wurde ausser der Nachkommenschaft dieser Chimäre auch die von drei gewöhnlichen Heterozygoten und einem Normaltypus aus derselben Parzelle gezogen. Die Spaltung der Heterozygoten geht aus Tabelle 1 hervor. Charakteristisch für dieselbe ist das grosse Übergewicht an Heterozygoten, was ja bei Speltoiden oft vorkommt (vergl. NILSSON-EHLE 1921, LINDHARD 1922 und ÅKERMAN 1923). Nach der Terminologie NILSSON-EHLE's ist diese Speltoidenreihe als eine B-Reihe zu bezeichnen.

Auch in der folgender Generation, die im Herbst 1923 ausgesät wurde, wurde eine ähnliche Spaltung erhalten (vergl. Tab. 2). Doch war das Übergewicht der Heterozygoten nicht ganz so gross.

TABELLE 1. *Spaltung der Speltoidenreihe in D_2 (1921—924).*

Mutterpflanze	Jahr und Nummer	Normaltypus	Unbegrannte Speltoidheterozygote	Begranntes Speltoid	Relative Zahlen Norm.: Heteroz.
	Nachkommenschaft				
Unbegrannte Speltoidheteroz.......	$1921-924_{77}$	32	239	1	1,0 : 7,5
» »	$_{78}$	41	195	1	1,0 : 4,8
» »	$_{79}$	29	177	2	1,0 : 6,1
Summe	—	102	611	4	1,0 : 6,0
Normaltypus	$1921-924_{80}$	305	—	—	—

TABELLE 2. *Spaltung der Speltoidenreihe in D_3 (1924—921)*

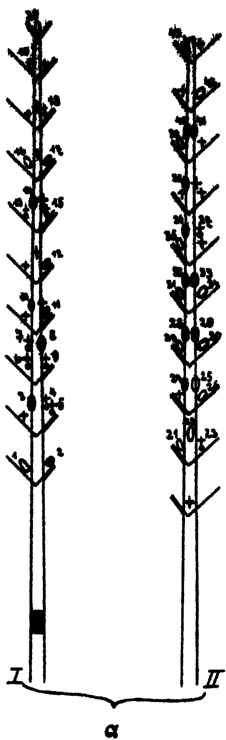
Mutterpflanze	Jahr und Nummer	Normaltypus	Unbegrannte Speltoidheterozygote	Begranntes Speltoid	Relative Zahlen Norm.: Heteroz.
	Nachkommenschaft				
Unbegr. Speltoidheteroz. aus $1921-924_{77}$	$1924-921_{3}$	8	21	—	1,0 : 2,6
» » » »	$_{4}$	3	17	—	1,0 : 5,7
» » » »	$_{5}$	7	16	—	1,0 : 2,3
» » » »	$_{6}$	7	24	—	1,0 : 3,4
» » » »	$_{7}$	12	54	—	1,0 : 4,5
» » » »	$_{8}$	12	61	—	1,0 : 5,1
» » » »	$_{9}$	10	28	—	1,0 : 2,8
» » » »	$_{10}$	10	39	—	1,0 : 3,9
» » » »	$_{11}$	12	36	—	1,0 : 3,0
» » » »	$_{12}$	4	38	—	1,0 : 9,5
Summe	—	85	334	—	1,0 : 3,9
Normaltypus	$1924-921_{1}$	24	—	—	—
»	$_{2}$	45	—	—	—
Begranntes Speltoid........................	$_{13}$	—	—	—	—

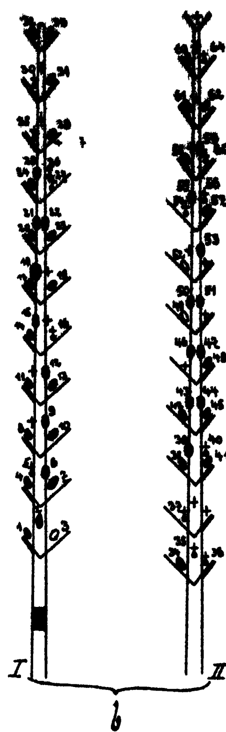
TABELLE 3. *Nachkommenschaft der Chimäre in D_2.*

Ähre und Nummer des Kornes bei der Chimäre	Mutterpflanze D_1	Nachkommenschaft				
		Jahr und Nummer	Normaltypus	Unbegrannte Speltoidheterozygote	Begranntes Speltoid	Relative Zahlen Norm.: Heteroz.
a 2	Unbegr. Speltoidheteroz. aus 1921—924_a	1924—921_{17}	2	5	—	1,0 : 2,5
11	» » » »	18	8	33	—	1,0 : 4,1
10	Normaltypus » »	19	33	—	—	—
40	» » »	20	118	—	—	—
42	» » »	21	74	—	—	—
b 2	Unbegr. Speltoidheteroz. » » b	22	6	45	1	1,0 : 7,5
8	» » » »	23	22	104	1	1,0 : 1,7
18	Begranntes Speltoid » »	24	—	(2)[1]	42	—
22	Normaltypus » »	25	116	(1)[1]	—	—
c 39	Unbegr. Speltoidheteroz. » » c	26	12	51	—	1,0 : 4,3
1	Normaltypus » »	27	100	—	—	—

Statt einem annäherungsweisen Verhältnis 1 : 6 wurden nur 4 mal so viele Heterozygoten als Normaltypen erhalten. Ausserdem kamen keine begrannten Speltoide vor. Solche wurden dagegen unter den Nachkommen einiger anderer Heterozygoten, die direkt aus den Chimärenabkömmlingen stammten (vergl. Tab. 3), vorgefunden. Es wurde also durchgehend eine viel zu grosse Anzahl von Heterozygoten erhalten und nur ganz wenige Begranntspeltoide. Wie von Nilsson-Ehle (1917), Lindhard (1922) und mir (Åkerman 1923) durch Rückkreuzungen festgestellt wurde, ist diese Abweichung von der erwarteten Spaltung 1 : 2 : 1 unter anderem dadurch zu erklären, dass die männlichen Speltoidgameten nur selten zur Befruchtung kommen. Wenn das aber die einzige Komplikation wäre, sollte die Summe der beiden Homozygoten gleich derjenigen der Heterozygoten sein (vergl. das Spaltungsschema in meiner Arbeit von 1923, S. 121). Hier sind letztere aber viel zahlreicher, was zeigt, dass auch andere Komplikationen vorkommen, wahrscheinlich ein Übergewicht an speltoid veranlagten weiblichen Gameten. Infolge des begrenzten Platzes für diese Abhandlung können wir uns hierbei nicht weiter aufhalten, hoffen aber in einem anderen Zusammenhang darauf zurückzukommen. Hier ist ja auch hauptsäch-

[1] Diese Pflanzen sind wahrscheinlich durch spontane Kreuzung entstanden.





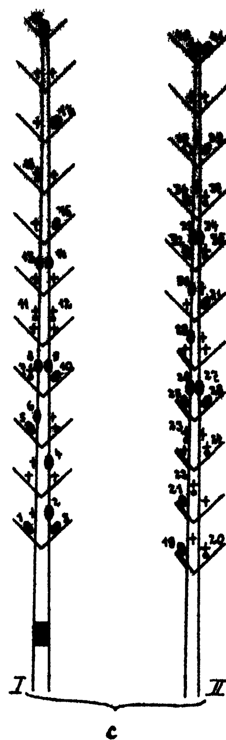
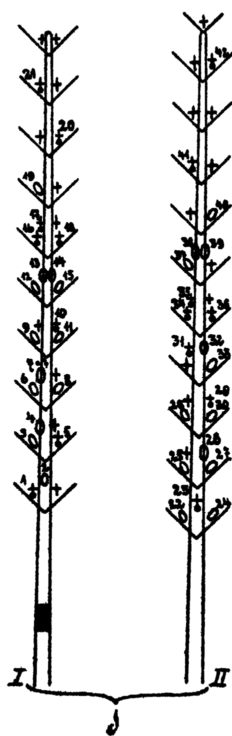
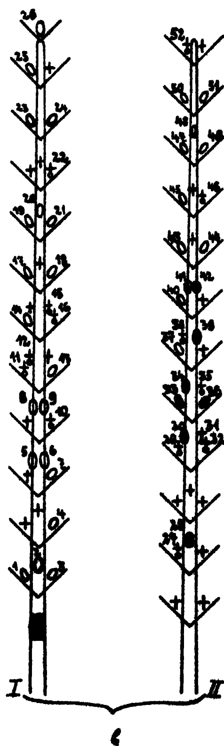


Fig. 3.





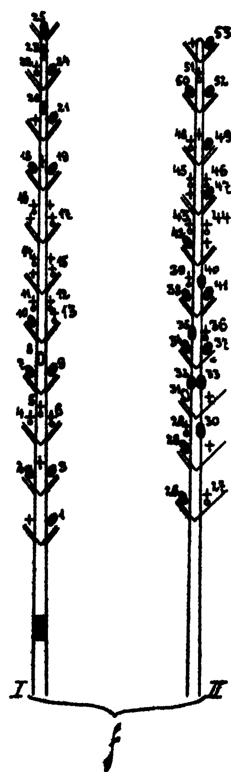


Fig. 4.

lich der Spaltungstypus der Speltoidenreihe von Interesse, den wir mit der »Spaltung» oder richtiger der Verteilung der verschiedenen Typen bei der Chimäre vergleichen wollen.

Um die Leser über dieselbe in einfacher Weise zu orientieren, sind schematische Skizzen [1] über ihre verschiedenen Ähren, wiedergegeben (Fig. 3 und 4). Jede Skizze repräsentiert nur die eine *Seite* einer Ähre mit ihren verschiedenen Ährchen. Die Zeichnungen sind ausserdem so ausgeführt, dass die linke Partie der einen Ährenseite (I), derselben *Flanke* einer Ähre entspricht wie die rechten der anderen (II). Normale Hüllspelzen sind mit einem langen, mehr geneigten Strich angedeutet, die speltoidähnlichen dagegen mit zwei kürzeren, steileren Strichen. Die Bedeutung der übrigen Zeichen geht aus der Figurenerklärung hervor.

Schon bei einem flüchtigen Blick auf die Figuren sieht man, dass die Ähren hinsichtlich der Hüllspelzen grosse Verschiedenheiten aufweisen. Die Ähre *a* ist in dieser Beziehung mit den von mir früher beschriebenen Speltoidchimären identisch, indem die Hüllspelzen der einen Flanke normal, die der anderen aber speltoidähnlich ausgebildet sind. Diese speltoiden Hüllspelzen erinnerten am meisten an diejenigen der Heterozygoten, und da die Deckspelzen ausserdem unbegrannt waren, unterliegt es keinem Zweifel, dass es sich hier um einen heterozygotischen Sektor handelt. Die Ähre *b* (vergl. auch Fig. 2) ist, wie wir sehen, *a* ähnlich. Es besteht zwischen beiden jedoch der Unterschied, dass bei *b* nicht nur sämtliche Hüllspelzen der einen Flanke, sondern auch 4 bezw. 2 von denen an der Spitze der anderen Flanke speltoidähnlich sind. In Fig. 2 ist das auch sehr deutlich zu sehen. Bei den Ähren *d* und *e* sind sämtliche Hüllspelzen von Normaltypus und auch bei *c* ist das der Fall mit Ausnahme von 5 Spelzen am

[1] Die Skizzen sind von Herrn Ingenieur MAX BADER gemacht, dem ich hier dafür meinen besten Dank aussprechen möchte.

Fig. 3 und 4.

\/ = ein Ährchen, links mit einer speltoiden, rechts mit einer *vulgare*-ähnlichen Spelze.

0 = Körner, die typische *vulgare*-Pflanzen gegeben haben.

● = » » Speltoidheterozygoten » »

● = » » begrannte Speltoiden » »

+ = leere Blüten.

+ o = Körner, die entweder nicht keimfähig waren oder Pflanzen gaben, die nicht zu Schossen kamen.

unteren Teil der einen Flanke. Bei Ähre *f* sind dagegen nahezu alle Hüllspelzen vom Typus der Speltoidheterozygote ausser drei oder vielleicht vier normalen an der Basis der einen Flanke. Es mag in diesem Zusammenhang noch einmal unterstrichen werden, dass die Unterschiede zwischen den beiden Spelzentypen sehr deutlich und leicht festzustellen waren, was ja auch aus den Figuren 1 und 2 hervorgeht.

Andere äussere Merkmale, welche eine Beurteilung über die Art der verschiedenen Ährenteile ermöglichen könnten, sind, so weit ich feststellen konnte, nicht vorhanden.

Wie wir gesehen haben, sind die abweichenden Teile der Ähren in einer besonderen Weise in diesen verteilt, in dem die Teilungsebene immer winkelrecht zu den Seiten orientiert ist. Dasselbe war auch bei den Chimären NILSSON-LEISSNER's (1925, S. 24) der Fall. »Wenn eine Grenze gedacht wird, die die Ansatzpunkte der Ährchen auf der einen Seite der Ähre mit denselben auf der anderen verbindet», schreibt er, »so werden alle abweichenden Teile der Ähre auf derselben Seite dieser Grenze liegen». Daraus kann man den Schluss ziehen, dass die Teilungsebene der Initialzellen des Dermatogens im Vegetationspunkte in entsprechender Weise orientiert sein muss. Meines Wissens liegen aber bis jetzt keine direkten Untersuchungen darüber vor.

Die Ausbildung der Hüllspelzen zeigt uns nur, wie die beiden Komponenten im Epidermisgewebe verteilt sind. Über diese Verteilung im subepidermalen Gewebekomplex, der nach RÖSLER (1923) beim Weizen einen einheitlichen Corpus bildet, können wir uns aber durch Studien der Nachkommenschaft jedes einzelnen Kornes orientieren. Selbstverständlich setzt dies voraus, dass die Körner durch Selbstbefruchtung entstanden sind, und es wäre darum zu wünschen gewesen, dass jede Blüte der Chimäre durch Isolierung gegen Kreuzbefruchtung geschützt werden könnte. Dies lässt sich aber beim Weizen kaum durchführen und war hier natürlich ganz ausgeschlossen, da die Pflanze erst bei der Bearbeitung des Materiales nach der Ernte angetroffen wurde. Es kann auch in diesem Falle keine grosse Rolle spielen, weil Selbstbefruchtung bei diesem Weizentypus so gut wie ausschliesslich vorkommt.

Wie aus den Zeichnungen hervorgeht, war die Nachkommenschaft der einzelnen Ähren sehr verschieden. Bei der Ähre *a* wurden aus den Körnern der einen Seite (II) nur Pflanzen vom Normaltypus erhalten, während sich aus denen der zweiten Seite sowohl solche von Normal- als auch Heterozygotentypus ergaben. Die Spaltung wird hier aber 5 Normaltypen : 6 Heterozygoten während man 4—5 mal so viele von den letzteren erwarten sollte. Wie aus der Skizze ersichtlich

ist, waren in vielen Blüten keine Körner vorhanden, und von den erhaltenen gaben mehrere keine Pflanzen. Man konnte deshalb vermuten, dass die Abweichung damit zusammenhängt, und dass also die meisten von den Körnern die keine Pflanzen gaben, heterozygotisch veranlagt gewesen wären. Wahrscheinlich scheint mir doch die Annahme, dass die linke Flanke dieser Seite vom Normaltypus war. Von den Blüten dieser Flanke wurden nur drei Pflanzen erhalten. Diese waren alle vom Normaltypus, und es ist deshalb nicht ganz ausgeschlossen, dass sämtliche Blüten, die den normalen Spelzen hier am nächsten sassen, diesem Typus angehörten. Wenn man das annimmt ergibt sich für den übrigen Teil dieser Seite das Verhältnis 2 : 6 statt wie oben 5 : 6.

Ein ganz anderes Bild bietet die Nachkommenschaft der Ähre *b*, die in Bezug auf die Ausbildung der Hüllspelzen *a* am nächsten kommt. Hier waren die meisten Nachkommen Speltoidheterozygoten, aber es traten auch einige Normaltypen und sogar ein begranntes Speltoid auf. Die Spaltung in der Nachkommenschaft von Seite I war 2 : 24 : 1 und von II 2 : 21 : 0, also zusammen 4 : 45 : 1. Trotz der verhältnismässig kleinen Anzahl von Normaltypen muss man doch wohl annehmen, dass die ganze subepidermale Schicht in diesem Fall heterozygotisch war. Dasselbe scheint mit den Ähren *c* und *f* der Fall gewesen zu sein, trotzdem die Hüllspelzen einer ganzen Seite I der Ähre *c* und die meisten der anderen Seite vom Normaltypus waren. Die beiden übrigen Ähren (*d* und *e*), deren Hüllspelzen normal ausgebildet waren, gaben auch hauptsächlich Pflanzen vom Normaltypus. Nur aus dem unteren Teil der einen Seite von *e* wurden Speltoidheterozygoten erhalten.

Die Nachkommenschaft der verschiedenen Ähren war also sehr verschiedenartig und es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass auch in der subepidermalen Zellschicht zwei ungleich veranlagte Komponenten, die eine vom Normaltypus und die andere vom Heterozygotentypus vorkamen. Die Möglichkeit, dass die ganze subepidermale Schicht heterozygotisch wäre und die Verteilung der verschiedenen Typen trotz allem nur durch den Zufall zustandegekommen sei, ist schon deshalb zurückzuweisen, weil eine solche Verteilung der Typen wie in der Ähre *a* (Seite II) und *e* (Seite I) mit 20 Normaltypen und keiner einzigen Heterozygote bei einer Spaltung 1 : 5 oder sogar bei 1 : 3 so selten zu erwarten ist, dass man überhaupt damit nicht rechnen kann, was ja leicht zu zeigen ist. Und noch unwahrscheinlicher ist dies, wenn wir die Ähre *d* berücksichtigen, wo unter 26 Pflanzen nur normale vorkommen. Es kann also mit grösster

Wahrscheinlichkeit festgestellt werden, dass nicht nur das Epidermisgewebe, sondern auch die darunterliegende Zellschicht aus zwei Komponenten bestand — dem normalen *vulgare*-Typus und dem der entsprechenden Speltoidheterozygote —, die in einer merkwürdigen Weise ineinander verschoben waren.

Diese unregelmässige Verteilung der beiden Komponenten kann natürlich in verschiedener Weise zustandegekommen sein. Am nächsten liegt es vielleicht anzunehmen, dass zuerst eine sektoriale Verteilung vorhanden war, die aber nach der Differenzierung der verschiedenen Gewebeschichten durch Verschiebungen innerhalb dieser mehr verwickelt wurde. Es ist aber auch denkbar, dass die Veränderung ursprünglich nur in der epidermalen Zellschicht oder nur in dem Corpus eintrat, und dass die neuentstandene Komponente später durch irgend eine Unregelmässigkeit bei der Zellteilung zwischen die subepidermalen bezw. epidermalen Zellen hineingeschoben wurde. Schliesslich liesse es sich wohl auch denken, dass die neugebildete Komponente zweimal realisiert wurde, einmal im Epidermisgewebe und ein zweites Mal in der darunterliegenden Zellschicht.

Über die Art der Veränderung, die das Entstehen dieser Chimären verursacht, können wir uns vorläufig auch keine bestimmte Auffassung bilden. Zwei verschiedene Möglichkeiten sind zu berücksichtigen. Entweder handelt es sich um eine Art Spaltung, also nur um eine Verteilung schon vorhandener Anlagen, oder um das Entstehen einer neuen Anlage. Die erste Auffassung über die Ursache der spontanen Chimärenbildung wird bekanntlich in der Literatur vor allem von Bateson (1916 und 1926) verfochten. Eine vegetative Spaltung setzt natürlich voraus, dass die Chimäre von Haus aus eine Heterozygote ist, und die Spaltung hat man sich wohl im Anschluss an die Chromosomentheorie so zu denken, dass in einer Zelle die homologen Chromosomen, die den Speltoidkomplex tragen, sich nicht in gewöhnlicher Weise in $\frac{Aa}{Aa}$ verteilen, sondern in $\frac{AA}{aa}$. Frost (1921, S. 462) hat in seiner Diskussion über die Entstehung einer Chimäre bei *Matthiola annua* auch auf diese Möglichkeit hingewiesen (vergl. auch Muller, 1920, S. 459).

Wenn vegetative Spaltung dieser Art hier die Ursache zu der Chimärenbildung ist, sollten aber aus den heterozygotischen Zellen sowohl solche mit Anlagen für den Normaltypus (*AA*) als für das Begranntspeltoid (*aa*) entstehen. Ganze Sektoren der letzteren kamen aber, wie wir gesehen haben, nicht vor, und man müsste deshalb hier

auch die Annahme machen, dass die *aa*-Zellen während der Entwicklung der Pflanze in irgend einer Weise ausgemerzt werden. Die Erfahrung zeigt, dass die homozygotischen Speltoide einen langsameren Entwicklungsrythmus haben als die Normaltypen, und da dies wohl auch mit den einzelnen Zellen der Fall ist, wäre es durchaus zu erwarten, dass die *aa*-Zellen im Vegetationspunkt bald von den normalen verdrängt werden. Die Heterozygoten sind den Normaltypen in bezug auf die Zuwachsgeschwindigkeit ähnlicher, und daher können die Zellen dieser Arten wahrscheinlich besser neben einander bestehen. So weit scheint alles sehr gut mit den beobachteten Verhältnissen im Einklang zu stehen KAJANUS (1923, S. 64) und NILSSON-LEISSNER (1925, S. 27) haben für ihre Chimären auch diesen Entstehungsmodus angenommen. Sehr fraglich ist nur, ob die erwähnte abweichende Verteilung der Chromosomen wirklich realisiert werden kann.

Ausserdem hat man in diesem speziellen Falle keine Garantie dafür, dass die Pflanze ursprünglich eine Heterozygote war. Und wenn das nicht der Fall ist, kann man ja nicht von Spaltung sprechen. Ausser mit vegetativer Spaltung müssen wir deshalb für die Entstehung dieser Chimäre auch mit Mutation (oder Aberration, vergl. WINGE 1924, S. 241) rechnen. Dafür spricht auch der Umstand, dass die eine meiner ersten Speltoidchimären in der Nachkommenschaft einer normalen *vulgare*-Pflanze angetroffen wurde (ÅKERMAN 1920, S. 117). Nach WINGE scheinen Chromosomenaberrationen bei der Geschlechtszellenbildung gewisser Speltoidreihen sehr oft vorzukommen, und es ist deshalb nicht unwahrscheinlich, dass Chimären dieser Art durch ähnliche Aberrationen in vegetativen Zellen entstehen können. Es ist zu hoffen, dass die Chromosomenstudien, die Prof. WINGE selbst mit Material, das von dieser Chimäre stammt, auszuführen beabsichtigt, zu einer Lösung der hier gestreiften Fragen beitragen werden.

Für das weitere Studium der Speltoiden ist die Kenntnis dieser Chimäre selbstverständlich von einer gewissen Bedeutung, denn sie zeigt, dass wir hier immer damit rechnen müssen, dass der subepidermale Gewebekomplex — und infolgedessen auch die Geschlechtszellen — infolge Knospenvariation anders veranlagt sein können als die aus dem Epidermisgewebe gebildeten Spelzen. Dadurch können sich natürlich ab und zu sehr abweichende Spaltungszahlen ergeben, die aber in den folgenden Generationen nicht mehr erhalten werden.

Svalöf 29. 10. 1926.

ZITIERTE LITERATUR.

1. BATESON, W. 1916. Root-cuttings, chimeras and »sports». — Journ. of Genetics, Bd. 6, S. 75—80.
2. — 1926. Segregation. — Journ. of Genetics, Bd. 16, S. 201—235.
3. CLAUSEN, R. E. and GOODSPEED, T. H. 1923. Inheritance in *Nicotiana Tabacum*. III. The occurrence of two natural periclinal chimeras. — Genetics, Bd. 8, S. 97—105.
4. DOULIOT, M. H. 1891. Recherches sur la croissance terminale de la tige et de la feuille chez les Graminées. — Ann. d. sci. natur., sér. 7, Botanique. S. 93—102.
5. EMERSON, R. A. 1917. General studies of variegated pericarp in Maize. — Genetics, Bd. 2, S. 1—35.
6. — 1922. The nature of bud variations as indicated by their mode of inheritance. — Amer. Nat., Bd. 56, S. 64—79.
7. FROST, H. B. 1921. An apparent case of somatic segregation involving two linked factors. — Amer. Naturalist, Bd. 55, S. 461—464.
8. KAJANUS, B. 1923. Genetische Untersuchungen an Weizen. — Bibliotheca Genetica, Bd. V. Leipzig.
9. KÖRNICKE, M. 1897. Untersuchungen über die Entstehung und Entwicklung der Sexualorgane von *Triticum* mit besonderer Berücksichtigung der Kernteilung. — Diss. Bonn.
10. LINDHARD, E. 1922. Zur Genetik des Weizens. — Hereditas, Bd. III, S. 1—90.
11. MULLER, H. J. 1920. Further changes in the white-eye series of *Drosophila* and their bearing on the manner of occurrence of mutation. — Journ. Exp. Zool., Bd. 31, S. 443—473.
12. NILSSON-EHLE, H. 1917. Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen. — Botan. Notiser, årg. 1917, S. 305—329.
13. — 1921. Über mutmassliche partielle Heterogamie bei den Speltoidmutationen des Weizens. — Hereditas, Bd. II, S. 25—76.
14. NILSSON-LEISSNER, G. 1925. Beiträge zur Genetik von *Triticum spelta* und *Triticum vulgare*. I. — Hereditas, Bd. V, S. 1—74.
15. RÖSLER, P. 1923. Histologische Studien am Vegetationspunkt von *Triticum vulgare*. — Diss. Leipzig. (Manuscript im botanischen Institut in Leipzig.)
16. WINGE, Ö. 1924. Zytologische Untersuchungen über Speltoide und andere mutantenähnliche Aberranten beim Weizen. — Hereditas, Bd. V, S. 241—286.
17. ÅKERMAN, Å. 1920. Speltlike bud-sports in common wheat. — Hereditas, Bd. I, S. 116—127.
18. — 1923. Beiträge zur Kenntnis der Speltoidmutationen des Weizens. — Hereditas, Bd. IV, S. 111—124.

EINE SEKTORIALCHIMÄRE VOM APFEL

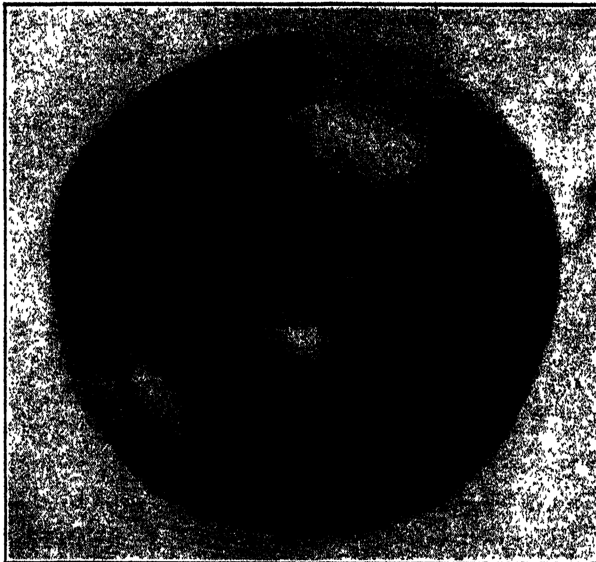
VON *K. V. OSSIAN DAHLGREN*
UPPSALA

EIN älterer Baum der bekannten alten Apfelsorte »Vitgylling» (PIHL und ERIKSSON [1912] führen folgende Synonyme an: Virginischer Rosenapfel, Virginischer Glasapfel, Transparente jaune de Reval, Grand Sultan, S:t Germain-Apfel, Sibirischer Glasapfel, Pomme de Jérusalem und Double de Witte), der im Garten des landwirtschaftlichen Instituts zu Ultuna wächst, hat diesen Herbst einen ganz eigenartigen Apfel geliefert, der mir vom Direktor des Instituts, Herrn Professor A. SJÖSTRÖM, freundlichst übergeben wurde.

Wie die Fig. 1—3 zeigen war ein Quadrant desselben von einer tief braunroten Farbe, die gegen den gelben Farbenton des übrigen normalen Apfels scharf abstach. Die Grenze zwischen den beiden Farbengebieten war haarscharf markiert, zeigte aber einen etwas zackigen Verlauf. Nach ein paar Wochen Aufbewahrung ging die Färbung des abweichenden Sektors etwas mehr in braun über — auf den ersten Blick schien ein Viertel des Apfels beinahe verfault zu sein — und in dem gelben Gebiet traten die für Vitgylling charakteristischen rötlichen Streifen auf. Innerhalb der Schale war das Obstfleisch völlig homogen.

Leider konnte man mir nicht den Platz am Baum genau angeben, wo der Apfel gewachsen war. Der Gärtner sagte sich aber nie vorher einen derartigen »Wunderapfel» gesehen zu haben. Schon lange gibt es in der pomologischen Literatur zerstreute Angaben über zufälliges Entstehen von Äpfeln — und Birnen —, die durch Form oder Farbe von der für die betreffende Sorte typischen abgewichen sind, und die daher ein gewisses Aufsehen erregt haben. Die gewöhnliche »Erklärung», die in solchen Fällen immer herangezogen wird, ist die, dass eine Blüte mit fremdem Pollen bestäubt worden sei. Unser Gärtner war auch der Ansicht, dass Blütenstaub von einem Kaiser-Alexander-Apfelbaum (dessen Früchte aber doch eine ganz andere Farbe haben), von dem einige Zweige sich teilweise in das Astwerk des Vitgyllingbaums verstrickt haben, das betreffende Phänomen verursacht habe. Diese populäre Erklärungsweise ist natürlich fehlerhaft.

Zweifelsohne hat eine Mutation in einer Zelle eines Sprossscheitels stattgefunden, was die Ausbildung dieser Sektorialchimäre zur Folge gehabt hat. Besonders nach den eingehenden Untersuchungen BAURS (1924, S. 144) über *Antirrhinum* wissen wir jetzt, dass vegetative Mutationen weit häufiger vorkommen, als man sich früher vorgestellt hat. Sie sind aber oft unbedeutend und kommen in der Regel erst dann zum Vorschein, wenn eine Kreuzung eintrifft, die zu einer homozygotischen Kombination führt. Die Konstanz der reinen Linien ist somit



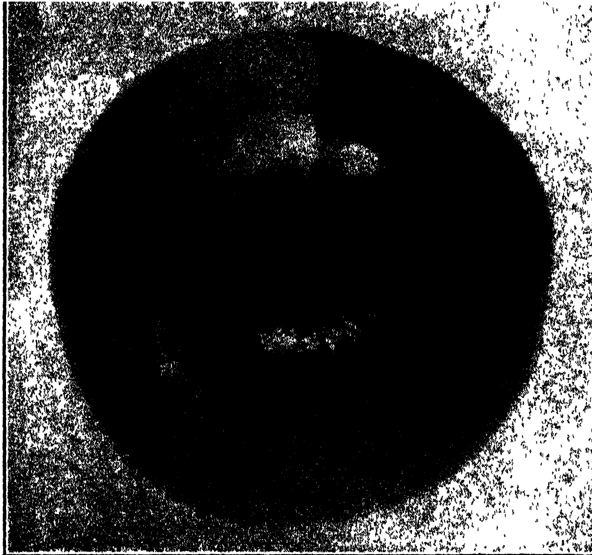
C. Alm photo.

Fig. 1. Sektorialchimäre von Vitgyllingapfel mit einem braunroten Quadranten, von unten gesehen.

nach BAUR »masslos überschätzt». Auch vegetative Spaltung ist bei den Heterozygoten »auffällig oft» (l. c., S. 153) beobachtet worden.

HEDRICK und WELLINGTON (1912) und WELLINGTON (1924) haben sich mit Apfelkreuzungen beschäftigt und gefunden, dass in Bezug auf Schalenfarbe rot über gelb dominiert. (Die rote Farbe ist aber von mehreren Faktoren abhängig. Rotfleckige Sorten können also bei Kreuzung eine homogene Rotfärbung ergeben.) Daher mag es vielleicht eigentümlich erscheinen, dass bei unserm Vitgylling-Apfel ein Übergang in eine homogene, tief braunrote Farbe stattgefunden hat, dass also keine »Verlust»- sondern eine »positive» Mutation eingetreten zu sein scheint. Doch ist zu merken, dass Mutationen vom Typus: $aa \rightarrow Aa$

nunmehr tatsächlich bekannt sind; und weiter: unsere Kenntnisse von den Farbenfaktoren des Apfels sind aus leicht einzusehenden Gründen so fragmentarisch, dass es sehr gut möglich ist, dass hier in der Tat eine Veränderung vom Typus: *Aa*→*aa* vorliegt, was ich auch für das wahrscheinlichste halte. Selbst habe ich konstatiert (DAHLGREN 1918), dass die durch ungewöhnlich intensive Anthozyanfärbung gekennzeichnete f. *atropurpurea* von *Lactuca muralis* bei Kreuzung mit normalgrünen Pflanzen sich rezessiv verhält. Und übrigens, gerade bei



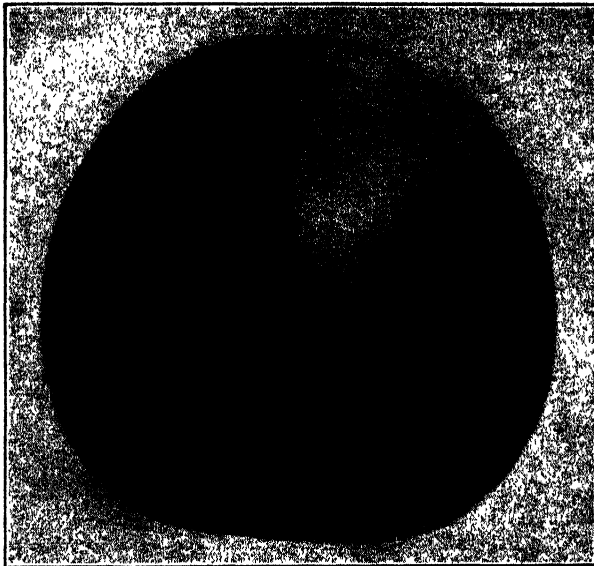
C. Alm photo.

Fig. 2. Sektorialchimäre von Vitgyllingapfel von der »Blume» aus gesehen.

Apfelbäumen sind mehrere Fälle von sog. Knospenmutationen bekannt, wodurch Zweige entstanden sind, welche tiefrote, manchmal homogen gefärbte Früchte trugen. Ein gutes Beispiel hiervon ist »P. J. Bergius» (FLORIN 1918), eine neue Apfelsorte mit intensiv leuchtend, dunkelroter Farbe über den ganzen Apfel gleichmässig verteilt. Diese entstand im Bergianischen Garten bei Stockholm an einem Baum der gewöhnlichen, in Schweden allgemein gezüchteten und geschätzten Sävstaholmsorte, deren Früchte auf der Sonnenseite mit rosenfarbigen Streifen versehen sind. BRINGE (1919) berichtet von einem Baum, »Rödt Fuhreple» an dem einer der drei Hauptäste blutrote Früchte trägt, sonst aber die für die betreffende Sorte typischen Eigenschaften besitzt. Der rote Gravensteiner entstand in den vierziger Jahren des neunzehnten

Jahrhunderts in Lübeck an einem Baum der gewöhnlichen Sorte (nach PIHL und ERIKSSON).

Vor einigen Jahren hat auch GRAN (1919), gerade vom Gravensteiner eine typische Sektorialchimäre beschrieben. Die eine Hälfte des Apfels hatte die normale Farbe, gelb mit zerstreuten roten Flämmchen, die andere Hälfte dagegen war tief und einfarbig karmosinrot. Ich reproduziere hier (Fig. 4) die von GRAN mitgeteilte Abbildung. CRAMER (1907, S. 288) führt einige andere Funde von Äpfeln an, wo ein Sektor anders gefärbt war als normal, und die alle, natürlich fehler-



C. Alm photo

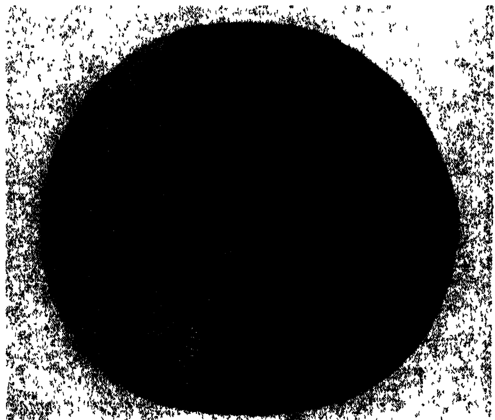
Fig. 3. Sektorialchimäre von Vitgyllingapfel.

haft, so gedeutet wurden als wären sie durch eine Fremdpollination verursacht. Das Entstehen derartiger Chimärfrüchte hat ja zweifellos ein gewisses Kuriositätsinteresse, auch wenn sie vom theoretischen Gesichtspunkte aus nicht viel merkwürdiger sind als andere vegetative Mutationen.

Ausser bei Äpfeln sind derartige durch Mutation entstandene Sektorialchimären bei Birnen beobachtet worden (BECKER 1922). Auch bei einer Tomate (zit. nach BECKER 1922, S. 410) mit goldgelben Früchten ist eine Sektorialchimäre angetroffen worden. Eine Frucht hatte nämlich ausser der normalen Farbe ein rotfleischiges Fach, dessen Samen später auch nur Pflanzen mit rotfleischigen Früchten brachten.

Ein näheres Durchforschen der Literatur würde wohl noch weitere Beispiele von Pflanzen mit sektorial verschiedenartigen Früchten ergeben, aber ich verzichte darauf.

Unsere Obstsorten sind bekanntlich sehr heterozygotisch, und in den eben erwähnten Fällen haben wir es aller Wahrscheinlichkeit nach mit einer vegetativen Bastardspaltung zu tun. Die entstandenen Sektorialchimären sind nicht aus irgend einer Pfropfung hervorgegangen. Die interessante Tatsache, dass auch eine Pfropfung sektorial aufgeteilte Äpfel zur Folge haben kann, hat STOUT (1920) nachgewiesen. In Geneva, N. Y., gibt es einen alten Baum, der zwei verschiedene Sorten Früchte trägt: teils »King», teils solche die beinahe identisch mit »Rockburry Russet» sind. Die Kurztriebe an der einen Seite eines Astes können sogar die eine Sorte Äpfel entwickeln und jene der anderen Hälfte die andere Sorte. Zuweilen können sich auch die Früchte selbst als Sektorialchimäre entwickeln mit einem Segment vom King- und den Rest vom Russet-Typus. STOUT hält es auch für möglich, dass Teile des Baumes als Periklinalchimären ausgebildet sind. Da die Früchte nicht viel Ähnlichkeit mit einander zeigen, kann man nicht an eine spontane vegetative Spaltung glauben, sondern der Baum ist offenbar ein sog. »Pfropfbastard», wahrscheinlich einmal entstanden nachdem ein Reis vom King auf eine junge Pflanze vom Russet gepfropft worden war.



(Nach Gran.)

Fig. 4. Sektorialchimäre von Gravensteinerapfel.

In diesem Zusammenhang sei ein sehr eigentümlicher Fall erwähnt, der von CASTLE (1914) beschrieben worden ist. Er hatte Äpfel zugeschickt bekommen, die von einer Pfropfung von Golden Russet auf Boston Stripe herrührten, und die in der unteren Hälfte den Früchten von Russet, in den oberen jenen von Boston glichen. Eine nähere Analyse dieses eigenartigen Falles würde von grossem Interesse sein.

Das beste Beispiel von Mosaikfrüchten bilden bekanntlich die seit langer Zeit berühmten Bizzarien bei *Citrus*, wo zwei Arten, z. B. Pome-

ranze und Cedrate, die Früchte wechselweise konstituieren können. (Siehe z. B. STRASBURGER 1908!) MARLOTH (1925) hat neulich eine Mosaikfrucht beschrieben, wo vier Segmente aus *C. aurantium* bestanden und sechs aus *C. decumana.*

Wie ich in der Einleitung schon hervorgehoben habe, stellt der Laie gern alle Abweichungen bei einem Obstbaum in Zusammenhang mit einer Fremdpollination. In seinem grossen Sammelwerk schreibt auch FOCKE (1881): »Verhältnismässig häufig sind an Apfelbäumen Früchte beobachtet worden, welche in Gestalt und Färbung den Früchten eines benachbarten Apfelbaumes glichen oder zwischen diesen und den normalen Aepfeln des eigenen Baumes die Mitte hielten. Namentlich wenn die Aeste zweier Bäume von verschiedener Sorte durcheinander gewachsen sind, scheint eine solche Umwandlung der Fruchtform des einen Baumes nicht allzu selten vorzukommen. Die Personen, welche die Aepfel pflücken, sind indess meistens nicht intelligent oder nicht aufmerksam genug, um die Erscheinung richtig zu beobachten und zu würdigen; auch wenn sie die Thatsache erkannt haben, sind ihre Berichte nicht so klar und zuverlässig, dass man sie wissenschaftlich verwerthen könnte. Nichtsdestoweniger ist eine ziemliche Reihe von Fällen bekannt geworden, in denen die Thatsachen durch einsichtige Beobachter verbürgert sind. Die betreffenden Erzählungen (vgl. namentlich Trans. Hort. Soc. V p. 64—66) lauten in Wesentlichen ganz gleichförmig: die Bäume trugen ausser den normalen Früchten an einem oder einigen Zweigen andere Früchte, welche denen eines benachbarten Apfelbaumes mehr oder minder vollständig glichen.›

Auch aus späterer Zeit liegen mehrere Angaben — auch von zuverlässigen Forschern — über eine derartige Einwirkung von vermuteter Fremdpollination auf Früchte vor. So teilt HILDEBRAND (1912) mit, dass ein Kaiser-Alexander-Apfelbaum, zwischen dessen Äste die Zweige eines Gravensteinerbaums sich eingedrängt hatten, einen Apfel trug, der »in sehr auffallender Weise eine grosse Ähnlichkeit mit einem Gravensteiner Apfel» zeigte, dessen Entstehung daher »aller Wahrscheinlichkeit nach» auf eine Pollination mit dem Blütenstaub dieser Apfelsorte zurückzuführen sein dürfte. In HÆCKER's »Allgemeine Vererbungslehre» (1912, S. 187) werden ein Rosenapfelbaum und ein Goldparmänenbaum erwähnt, die dicht neben einander standen. An dem letztgenannten Baum hat man einmal eine Frucht mit einem Rosenapfelsektor geerntet, und einige Jahre später einen Apfel, der die dunkelrote Farbe und den fettigen Glanz der Rosenäpfel hatte, aber im Innern rein weiss wie ein Goldparmänapfel war. »Hier liegt doch»,

schreibt er, »die Vermutung nahe, dass eine zufällige Bastardierung und also eine Einwirkung des Pollens auf die mütterlichen Gewebe stattfand». Leider haben die erwähnten Herren, wie viele andere, unterlassen das experimentum crucis ihrer Hypothese zu erbringen.

Viele Obstsorten sind ja mehr oder weniger selbststeril und werden immer von fremdem Blütenstaub polliniert, ohne dass die Frucht deswegen irgendwelche Einwirkung des Pollenlieferanten zeigt. Mehrere künstliche Pollinationen von Apfelblüten haben übrigens zu demselben Ergebnis geführt; ich verzichte darauf eine Menge Beispiele aufzuzählen. Es liegen indessen, gleichfalls aus jüngerer Zeit, tatsächlich ein paar experimentell gestützte Angaben über eine deutliche Einwirkung des fremden Pollens auf die Entwicklung der Äpfel vor. CLOSE (1907) hat Veränderungen in Form und Farbe der Frucht beobachten können. PETROW (1925) und ZEDERBAUER (1926) haben ähnliche Verhältnisse konstatiert. So hat ZEDERBAUER gefunden, dass Blüten von Ananasreinette mit Pollen vom Bismarckapfel bestäubt Früchte lieferten, welche in ihrer Form deutlich an die Vaterpflanze erinnerten und in bezug auf das Gewicht einen Mittelwert zwischen den Elterntypen aufwiesen. Die umgekehrte Kreuzung hat dagegen keine Abweichung verursacht. Wird Ananasreinette mit Winterkalville polliniert, sollen die Äpfel deutliche Rippen erhalten und auch in Übereinstimmung mit den Früchten am väterlichen Baum mehr flachrund werden.

Vielleicht darf man also nicht ohne weiteres die Möglichkeit abweisen, dass ein Embryo oder Endosperm chemisch — durch Enzym- oder andere Stimulationswirkung — auf die Entwicklung der Frucht selbst modifizierend einwirken könne. Die meisten der als Xenien beschriebenen Erscheinungen sind gewiss auf andere Ursachen zurückzuführen, was wohl besonders für den Apfel zutreffen dürfte. Einige Forscher wie CORRENS (1901, S. 100), BAUR (z. B. 1922, S. 306) und HÖSTERMANN (1924, S. 237—239) stellen sich jeder Einwirkung väterlicherseits auf Teile der Mutterpflanze gegenüber sehr skeptisch oder gar abweisend.

WALLER (1917) hat vorgeschlagen FOCKE's Terminus Xenien dem Endosperm der Angiospermen, das sich nach einer direkten Überführung von Erbfaktoren durch einen Spermakern entwickelt, vorzubehalten; dagegen eventuelle Veränderungen der obenerwähnten Art bei der Mutterpflanze selbst unter den Ausdruck *Ectogonie* (»ectogony») zusammenzuführen. Zwei so verschiedenartigen Erscheinungen verschiedene Namen zu geben ist natürlich auch das richtigste.

Uppsala, Botanisches Institut, Oktober 1926.

ZITIERTE LITERATUR.

1. BAUR, E. 1922. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin.
2. — 1924. Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung und die Vererbung von Rassenunterschieden bei *Antirrhinum majus*. — Bibliotheca Genetica, 4.
3. BECKER, J. 1922. Über vegetative Bastardspaltung. — Zschr. f. Pflanzenz., 8.
4. BRINGE, H. F. 1919. Rödt Fuhreple. — Norsk Havetidende, 35.
5. CASTLE, W. E. 1914. An apple chimera. — Journal of Heredity. (Nur Ref. in Zeitschrift f. Pflanzenzüchtung, 1914, gesehen.)
6. CLOSE, C. P. 1907. Immediate effect of cross pollination in apples. — Proc. Soc. Hort. Sci. (Zit. nach WALLER.)
7. CORRENS, C. 1901. Bastarde zwischen Maisrassen, mit besonderer Berücksichtigung der Xenien. — Bibliotheca Botanica, 53.
8. CRAMER, P. J. S. 1907. Kritische Übersicht der bekannten Fälle von Knospenvariation. — Naturk. Verhand. v. de Hollandsche Maatschappij d. Wetenschappen te Harlem. Derde Verzam., 6.
9. DAHLGREN, K. V. O. 1918. Über einige Kreuzungsversuche mit *Chelidonium majus* L., *Polemonium coeruleum* L. und *Lactuca muralis* L. — Svensk Bot. Tidskrift, 12
10. FLORIN, C. och R. 1918. »P. J. Bergius», en ny äpplesort. — Acta Horti Bergiani, 6.
11. FOCKE, W. O. 1881. Die Pflanzen-Mischlinge, ein Beitrag zur Biologie der Gewächse — Berlin.
12. GRAN, H. H. 1919. Nye frugtsorter, opstaat ved knopmutation. Norsk Havet., 35.
13. HÆCKER, V. 1912. Allgemeine Vererbungslehre. 2. Aufl. — Braunschweig.
14. HEDRICK, U. P. and WELLINGTON, R. 1912. An experiment in breeding apples New-York Agr. Exp Stat., Bull. 350.
15. HILDEBRAND, F. 1912. Über einen Bastardapfel und eine Bastardbirne — Berichte d. Deutschen Bot. Ges., 30.
16. HÖSTERMANN, G. 1924. Zur Frage der Xenienbildung bei gärtnerischen Kulturpflanzen. — Angewandte Bot., Zeitschrift f. Erforsch. d. Nutzpflanzen, 6
17. MARLOTH, R. 1925. Sectorial chimera in fruits and flowers. — South African Gard., 15. (Nur Ref. in Bot. Abstracts, 15, no. 4935, 1926, gesehen.)
18. PETROW, A. 1925. Experiments on the influence of self pollination and cross pollination on the forming and the variation of the apple fruit. — Bull of applied Bot. and Plant breed., 14. (Nur Ref. in Zeitschrift f. Pflanzenzüchtung, 11, 1926 gesehen.)
19. PIHL, A. och ERIKSSON, J. 1912. Svenska fruktsorter. — Stockholm.
20. STOUT, A. B. 1920. A graft-chimera in the apple. Evidence that the two distinct types of fruits on the same tree are not due to bud sporting or top-grafting. — Journal of Heredity, 11.
21. STRASBURGER, E. 1907. Die Individualität der Chromosomen und der Pfropfhybridenfrage. — Jahrb. f. Wiss. Bot. 44.
22. WALLER, A. E. 1917. Xenia and other influences following fertilization. — Ohio Journ. of Sci., 17.
23. WELLINGTON, R. 1924. An experiment in breeding apples II. — New-York State Agric. Exper. Stat. Geneva, N. Y., Technical Bull. 106.
24. ZEDERBAUER, E. 1926. Apfelxenien. — Fortschritte d. Landwirtschaft. (Nur Ref. in Zeitschrift f. Pflanzenzüchtung, 11, 1926 gesehen.)

CONTRIBUTIONS TO THE GENETICS OF BRASSICA OLERACEA, II

BY *KARL B. KRISTOFFERSON*
WEIBULLSHOLM, LANDSKRONA

IN a previous paper (KRISTOFFERSON 1924) I have given an account of the results of crosses between the following varieties of *Brassica oleracea*: Red cabbage, cabbage, brussels sprouts, kale and broccoli. Every possible combination between these varieties was made, but the hybrid between broccoli and kale died before it could be examined. Therefore the cross between these varieties was repeated in 1923, and in the following a report on the results obtained will be given.

A few plants from the cultures of 1922 of the parent lines of broccoli and dwarf kale were planted in two different isolations, and crosses were made between one plant in the broccoli-isolation and one in the kale-isolation. Seed was also harvested from the parent plants, and sown for comparison. This seed did not originate from controlled selfing; the plants in each isolation were allowed a spontaneous intercrossing.

Although a description of the parent lines was given in my paper of 1924 I deem it convenient to detail the main characteristics of these varieties once more. The stem of the *broccoli*-line was rather short. The leaves were pointed and large, although smaller than usually is the case in cauliflower. The leaf-margin was a little crisp, and the blade, as a rule, descended on the leaf-stalk. The blade, especially that of the older leaves, was often more or less lobed at the basis. The leaf was green with lighter, almost white veins, which in 1926 showed a shade of light red, especially in the older and withering ones. No running to heart was ever observed in this line when the seeds were sown in spring. The stem of the line of *dwarf kale* was of about the same height as that of broccoli. The leaves were rather narrow, pointed, lobed at the basis and very finely curled, without any tendency of running to heart. The leaf-stalks were rather long. The blade and the middle vein were both of a green colour.

The leaf-shape of F_1 was about intermediate; the blade was almost as long and sharply pointed as in broccoli, but it was somewhat broader.

The lobation was intermediate, and this was also the case with the curling of the leaves. The middle vein was dark red violet, and the colour extended over the larger part of the leaves. However, the colour was not quite as dark as in red cabbage. No heart of the cauliflower type did develop. As to the habitus the hybrid resembled the kale more than the cabbage, mainly depending on the curling of the leaves. Both the reciprocal crosses were made. They resembled each other, and showed only a small degree of variation.



Fig. 1. Leaves of the parent-lines and F_1; *a*) broccoli, *b*) kale.

A few plants of the parent lines and F_1 were planted into isolations in the following year, and spontaneous crossing between the plants in each isolation was allowed. The seed from each plant was harvested and sown separately. On account of attacks of *Haltica* the number of F_2-plants became rather small.

A considerable segregation was obtained in F_2. The colour of the middle vein segregated in dark red violet, light red and green in the ratio 100 : 29 : 39. The dark red violet plants were always easily distinguished from the other types. The difference between the light

red and the green, on the other hand, was often very indistinct, and only to be seen when the leaf had begun to wither. However, it is evident that the dark red violet colour was caused by the co-operation of two factors. If the classes »light red» and »green», which are impossible to distinguish with certainty, are united into one the ratio becomes 100 dark red violet : 68 light red + green or, 9,52 : 6,48 pro 16 with $D/m_k = 0{,}85$.

This segregation corresponds to the segregation in the crosses kale × cabbage and brussels sprouts × kale. It seems probable that it was caused by the same factors, viz. one factor *A* in kale and another factor

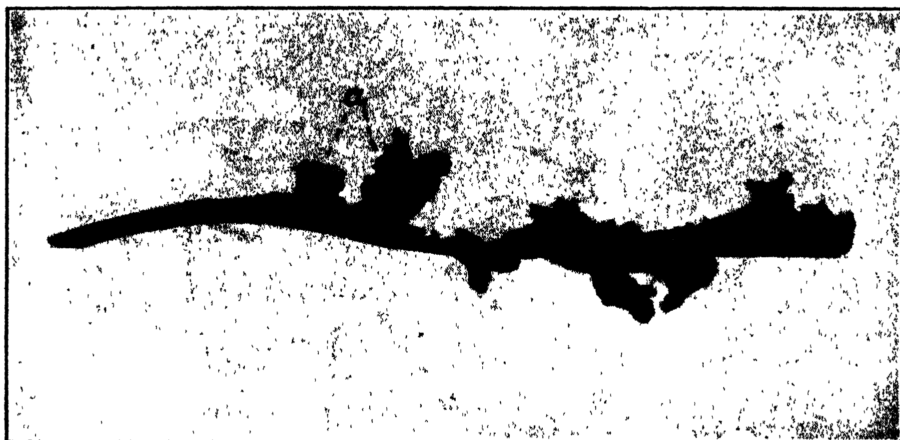


Fig. 2. Leaf of a F_2-plant with leaflets (*a*) on the upper side of the middle vein; the lower part of the blade is cut off.

in broccoli, identical with the factor *C* in brussels sprouts and cabbage; the dark red violet colour was not synthetized in the crosses broccoli × brussels sprouts or broccoli × cabbage. None of these factors has any colour effect, when alone. The light red colour of the middle vein in cabbage and brussels sprouts was supposed to be due to a factor *B*. The question is now, whether this colour in broccoli also was caused by the factor *B*. The middle vein of the original parent line of broccoli was noted down as being whitish, and I have never observed any trace of red colour. In the sub-line used in the crosses now recorded no colour was observed until 1926. In cabbage and brussels sprouts it has always been very distinct, at least in the autumn. Further, the crosses of broccoli with brussels sprouts and cabbage showed monohybrid segregation as to the light red colour of the middle vein.

Another difference is the fact that the dark red violet colour was much more easily distinguished from the light red in the cross here recorded than it was in the other ones. The intensity of the light red colour was also different from that in cabbage and brussels sprouts; it was much lighter than in plants of these varieties growing side by side with the broccoli, and, as a matter of fact, in several plants it was so faint that it could not be ascertained. These facts indicate that the red colour in broccoli may be due to another factor than *B*, and it might perhaps not be impossible that this factor is *C*, which then under favourable conditions should be able to cause a very faint colour. Such conditions have really been at hand in the form of some frost nights. The ratios of dark red violet, light red and green, viz. 9,52 : 2,76 : 3,71 pro 16 do not contradict this presumption as the deviation is smaller than the standard error. In the cross cabbage × kale a very great deficiency of the light red was at hand, indicating a linkage between the factors *B* and *A* or *C*.

As is pointed out in the above the colour of the blade was green in both the parent lines; in F_1 it was dark red violet of almost the same shade as in red cabbage. In F_2 segregation was obtained in types with red blade colour in several shades and in green. The blade of all plants with light red or green middle vein was green. Those with dark red middle vein were more or less violet. An attempt was made to divide the variation of the red blade-colour into classes. 26 plants proved to be quite as dark red as in red cabbage; 74 were lighter violet or almost green. The behaviour of this character in this cross resembles that in the crosses cabbage × kale and brussels sprouts × kale. Probably the dark red violet colour of the blade was due to the same factor *D* as in cabbage and brussels sprouts, as no types with total dark red blades were obtained in the crosses cabbage × broccoli and brussels sprouts × broccoli. The factor *D* shows any effect only when both factors for violet, *A* and *C*, are present. However, for a firm establishing of the factorial basis of the total dark red violet colour it may be necessary to grow the F_3-generation.

In my previous paper the variation of the curling of the leaves was divided into 6 classes. The leaves of class 1 were plain as in cabbage; those of class 6 curly as in a finely curled variety of kale. The leaves of the dwarf kale belonged to class 6; those of the broccoli-line were somewhat curly, and belonged to class 2. F_1 was intermediate with a curling of 4 (or 3—4). F_2 varied between the parents

without transgressions (see table 1 and fig. 1). Evidently, the variation was due to several factors.

TABLE 1. *The variation of the curling of the leaves in F_2 of the cross broccoli × kale, 1926.*

Curling of the leaves	3	4	5	6		Total
Number of plants	28	90	45	4	1	168

When examining the segregation of the curling of the leaves in F_2 I got the impression that the plants with green middle vein were more curly than those with dark red violet or light red. Therefore the material was arranged into a table of correlation (table 2).

TABLE 2. *The correlation between the curling of the leaves and the colour of the middle vein in F_2 of the cross broccoli × kale, 1926.*

Curliness	3	4	5	6		Total	Mean
Dark red.....................	17	60	22	1	--	100	3,57
Light red.....................	7	14	8	—	—	29	3,53
Green	4	16	15	3	1	39	4,01

As is to be seen in table 2 the means of the curling of the dark red violet and the light red types are almost the same. The curling of the green type is on an average somewhat higher; the difference between this type and the dark red violet is 0,44, but this value is statistically rather insignificant as the value $D/m_D = 2{,}85$, and therefore the supposed linkage or pleiotropism between vein-colour and curliness might be regarded as dubious.

Both parent lines wanted completely any tendency to develop a heart of the cabbage type. In F_2, however, plants were obtained with loose heads of the intermediate classes 2 and 3. Hearts resembling that of broccoli wanted completely. The lobation of the leaves varied between the parents without any transgressions. The height of the stem, on the contrary, showed obvious transgressions; plants were obtained with stem of a medium height. Another interesting transgression was obtained in two plants, viz. a curious rosette of small leaves on the upper side of the middle vein at the basis of the blade (fig. 2). They resembled almost small heads of brussels sprouts with a very poor

hearting, almost as those in F_1 of the cross kale × brussels sprouts. The shape and the size of the leaves showed a continuous variation between the parents.

The variation as to the habitus of the F_2-plants was as great in this cross as in the cross cabbage × broccoli. Without any exaggeration it can be asserted that all F_2-plants were of a different habitus. Plants resembling the parents were not at hand; most plants were intermediate. Only one new type was noted down. It resembled somewhat a cabbage with a very loose head; the power of running to heart was 3—4 and the curliness about 2.

The variation in F_2 detailed above indicates rather great differences as to the genotypes of broccoli and kale, and it must be assumed that the »genotypical relationship» between these varieties is as distant as is indicated by their very different habitus. Any further discussion of the relationships and factors in *Brassica oleracea* appropriately may be postponed to another occasion.

LITERATURE CITED.

1. KRISTOFFERSON, KARL B. 1924. Contributions to the genetics of *Brassica oleracea.* Hereditas V.

THE PRODUCTION OF POLYPLOID GAMETES IN HYBRIDS

BY *G. D. KARPECHENKO*
INSTITUTE OF APPLIED BOTANY, SECTION OF GENETICS,
DETSKOJE SELO, U. S. S. R.

DIFFERENT anomalies in reduction and somatic divisions which may lead to polyploidy have already been sufficiently described in literature. Nevertheless, the origin of polyploid forms, even of those which have appeared under experimental conditions, remains in most of the cases unexplained. We are not only compelled to confine ourselves to more or less probable conjectures as to the origin of the tetraploid *Oenothera*, *Primula*, *Solanum*, *Datura*, but even in those cases where the polyploids were obtained as a direct result of hybridisation, when it would seem easier to follow them, in statu nascendi, the process of the multiplication of the chromosomes remains obscure. CLAUSEN and GOODSPEED (1925) have described 36 (n) chromosome hybrids from crosses of *Nicotiana glutinosa* ($n = 12$) $\times$ *N. tabacum* ($n = 24$). These hybrids originated from the seeds of one F_1 plant, which partly showed fertility. The authors are of the opinion that already this F_1 plant was hexaploid, i. e. had 36 chromosomes [1] and »must have arisen from a doubling of the chromosome numbers immediately or soon after fertilization», but neither the number of chromosomes of this plant nor the character of its reduction division were determined.

In another paper by TSCHERMAK and BLEIER (1926) on the fertile hybrids *Ægilops* ($n = 14$) $\times$ *Triticum* ($n = 14$) a still more remote generation is made the object of cytological investigation. The authors say: »Die beiden fertilen *Ægilotricum*bastarde, *A. ovata* $\times$ *T. dicoccoides* und *A. ovata* $\times$ *T. durum* zeigen 28 Chromosomen als haploide Chromosomenzahl in den untersuchten F_5 und F_6 Pflanzen. Es war also eine Verdoppelung der Chromosomenzahl eingetreten und zwar wahrscheinlich in der Weise, dass alle *Ægilops*- und *Triticum*-Chromo-

[1] CLAUSEN and GOODSPEED call their 36 chromosome plants tetraploidals, but we prefer to apply to them the term hexaploidal, calling *N. glutinosa* a diploid species and *N. tabacum* a tetraploid one.

somen doppelt vorhanden sind». When, where and how the doubling of the chromosome complex here took place is not known.

Properly speaking, only in the experiments of the brothers MARCHAL (1907—11), and WETTSTEIN (1924) with mosses it is quite clear how the number of chromosomes multiplied, but this process is based on the alternation of gametophytes with sporophytes, which is wanting in the higher plants.

There is no doubt that the multiplication of the chromosome complex may take place in different ways, but unity of »place, time and action» are here out of the question. We must now endeavour to establish not only the fact of the multiplication of the chromosome complex, in studying an individual case of production of polyploids, but also get an insight into how it took place. Only when data have accumulated may we hope to approach the processes underlying polyploidy in the natural species closely and trace the nearest way to the purposive production of polyploids.

These were the considerations which guided us in our investigations of the polyploid hybrids of *Raphanus sativus* $\times$ *Brassica oleracea*. Having obtained them over a year ago, we first of all turned to the question of how they might have arisen; we have now succeeded in obtaining quite concrete data in this direction. The whole matter has been studied up to the formation of polyploid gametes in the F_1 of our hybrids. These latter were obtained in the number of 123 specimens as early as 1922 at the Plant Breeding Station of the Agricultural Academy in Moscow and described in the Journal of Genetics (KARPECHENKO 1924). In the first year of their vegetation these hybrids produced no seeds.

In the second year the hybrids were transplanted partly to the Plant Breeding Station of Gribovo near Moscow and partly to the Agricultural Academy. On the first of the plots, at Gribovo, the hybrids were entirely isolated from *Raphanus sativus*, but grew along with cabbage-plants; both of them blossomed at the same time. The conditions of their growth were very favourable. On the second plot, at Petrovsko-Rasumovskoe, the hybrids were not isolated either from *Brassica oleracea* or *Raphanus sativus* and grew under less favourable conditions of culture.

At the end of the summer there were found plants with seeds resulting from natural pollination, in the first, as well as in the second plot. 19 plants showed partial fertility and these yielded together 821 seeds; from these seeds in 1925 452 plants resulted, the majority of

which proved morphologically quite identical with the F_1, while part of them — almost all the plants coming from Petrovsko-Rasumovskoe — showed an intermediate character between the F_1 and *Raphanus*. Moreover several plants distinguished themselves by some disharmony in growth, reduced development and other peculiarities. Cytological investigation showed, that in the plants identical with the F_1, the somatic number of chromosomes proved to be not 18, as in the F_1, but 36, and sometimes 37—38; the plants morphologically intermediate between the F_1 and *Raphanus* had 27 chromosomes, while those with somewhat reduced development and other peculiarities had either 45 or about 45, or near 54 chromosomes, i. e. they were according to WINKLER'S (1916) terminology penta-, hypopenta- and hypohexaploids [1]. Thanks to the assistance of our collaborators A. N. LUTKOV, O. N. SOROKINA and S. A. SHTCHAVINSKAIA the somatic number of chromosomes was investigated in the roots of 301 plants. The exceptional results of this analysis are given in two tables: in the first of them the data of the plants from the plot isolated from *Raphanus sativus* are collected and in the second the data of the hybrids obtained on the plot not isolated from *Raphanus*.

TABLE 1. *Results of the cytological investigation of the plants obtained from the F_1 hybrids of Raphanus sativus* × *Brassica oleracea, cultivated isolated from Raphanus, but along with Brassica.*

Number of F_1 plant	Number of collected seeds	Number of grown plants (»F_2«)	Number of investigated plants	Number of chromosomes found (2n) and in how many plants						
				27 chrom.	36 chrom.	36—37 chrom.	36—38 chrom.	38 chrom.	51 chrom.	51—53 chrom.
$4^{22}3$	56	24	10	—	9	—	—	1	—	—
$7^{22}3$	58	30	23	—	22	—	1	—	—	—
$7^{22}4$	189	143	108	1	97	3	2	2	1	2
$12^{22}8$	172	71	47	—	47	—	—	—	—	—
$13^{22}7$	124	86	37	—	35	1	1	—	—	—
$13^{22}10$	13	7	3	—	3	—	—	—	—	—
6 pl.	612	361	228	1	213	4	4	3	1	2

These tables plainly show, that the fertile gametes of our hybrids are those with 18 or 18 + one, two chromosomes and the gametes with

[1] The term polyploidy is here and throughout applied in a purely arithmetical sense.

36 or 36 minus 1—4 chromosomes. The triploids and pentaploids apparently arose from back crosses of the F_1 with *Raphanus sativus* because they occurred only on the second plot. The only triploid arisen at Gribovo (the first plot) differed morphologically from the other triploids, and the investigation of its progeny in this summer suggested the idea that it arose from a chance cross of the F_1 with *Raphanus raphanistrum*, since the characters of the latter obviously appear in the progeny of this plant [1].

TABLE 2. *Results of the cytological investigation of the plants obtained from the F_1 hybrids of Raphanus sativus × Brassica oleracea, cultivated without being isolated from either Raphanus sativus or Brassica oleracea.*

Number of F_1 plant	Number of collected seeds	Number of grown plants ($_{\text{»}}F_2$»)	Number of investigated plants	Number of chromosomes found (2n) and in how many plants							
				27 chrom.	27—28 chrom.	29 chrom	36 chrom.	36—38 chrom	40—42 chrom.	45 chrom.	51—53 chrom.
$2^{22}3$	2	—		—		–	—	—	—	—	—
$3^{22}2$	4	1	1	1		—	—	—	—	—	—
$12^{22}1$	15	6	3	—	—	—	2	1	–	—	
$12^{22}6$	2	2	1	—	—	—	1	—	—	—	–
$14^{22}4$	4	2	—	—	—	—	—	—		—	—
$14^{22}5$	37	14	12	10		–	2	—	—	—	
$15^{22}1$	1	—	-	—	—	—	—	-	—	—	
$15^{22}3$	10	6	5	5	—	–	—	—		—	—
$17^{22}1$	72	39	34	29	1	1	—	—	1	1	1
$17^{22}5$	—	—	—	—		—	—		—	-	
$21^{22}1$	33	11	9	9	—	—	—	—	—	—	—
$21^{22}2$	26	8	6	6	—	—	-	—	—	—	—
$25^{22}4$	2	2	2	1	—	—	—	—	—	—	1
13 pl.	209	91	73	61	1	1	5	1	1	1	2

Crosses with cabbage did not take place. Not a single triploid and pentaploid plant showed an increase of cabbage characters in comparison with the F_1. A detailed survey of our polyploids will be

[1] It ought to be mentioned that from Gribovo at the beginning of our investigations was also found a plant with 18 chromosomes (2n) This plant was lost, so that at the verifying of the count we could profit only from the slides originally made from it, in which were found 36 chromosomes in the roots and 18 bivalents in the reduction division As we hope, the following investigations will explain the matter

given in another place; here we confine ourselves to the reproduction of two photographs of the leaf rosettes of a tetraploid and a triploid (figs. 40—41, p. 366) and of a drawing of their pods (fig. 39, p. 365). In the triploids (and in a minor degree also in the pentaploids) the bivalved part of the pod is reduced in a remarkable way corresponding to the ratio of the parental chromosomes in these plants: thus if in a diploid we have 9 chromosomes of *Raphanus* and 9 of *Brassica*, in a tetraploid similarly 18 chromosomes of *Raphanus* and 18 of *Brassica*, and in a triploid 18 chromosomes of *Raphanus* and 9 of *Brassica*. In the diploids and tetraploids the bivalved and non dehiscent part of the pod are equally developed, while in triploids the non dehiscent part of the pod characteristic of *Raphanus* — the »Stylarglied» — is more strongly developed and its relation to the bivalved part is not infrequently 2 : 1.

The hexaploid plants are in their pods almost identical with the tetraploids, which indicates that these plants have not arisen from triploid zygotes by a doubling of their chromosome complex, but from a fusion of tetraploid gametes with diploid ones. A positive testimony to this is the presence of pentaploids, as well as the fact that our hexaploids are only hypohexaploids, plants possessing 1—3 less chromosomes than the due number of 54. Supposing these hypohexaploids to arise from a triploid zygote, we must, besides the doubling of chromosomes, also assume an elimination of a part of them, which is very improbable. So it is quite clear that our F_1 plants produce 18 chromosome gametes and sometimes even gametes with 36 or about 36 chromosomes.

If we possessed among the F_1 hybrids several completely or partially fertile plants, while the rest of them were quite sterile, these few F_1 plants might be supposed to be already tetraploids, all the more since our real tetraploids are actually fertile. But, as shown by the tables, even the greatest number of seeds gathered from one plant — 189 — (a quite inadequate number for a normal *Raphanus*, *Brassica* or tetraploid) cannot be considered as a high one, and, what is most important, other plants yielded only very few seeds. Thus there exists no sharp limit between fertile and sterile hybrids and therefore the probability of the advanced supposition is very slight. On the other hand, it might be supposed that some of the branches of the hybrids which carry pods containing seeds are tetraploids, while all the other diploid branches are sterile. This is just the case with *Primula kewensis*, as Mr. W. C. F. NEWTON kindly informed me. But

our hybrids carried pods usually with 1—2 seeds on very different branches of the plants and there were not observed any peculiar differences in fertility between them, so that the second supposition also appears rather improbable.

Nevertheless, we subjected our partially fertile F_1 plants to cytological investigation and found in these 18 chromosomes in the somatic cells, just as in the sterile F_1 in the first year of vegetation. It follows that doubling of the chromosome complex takes place not in

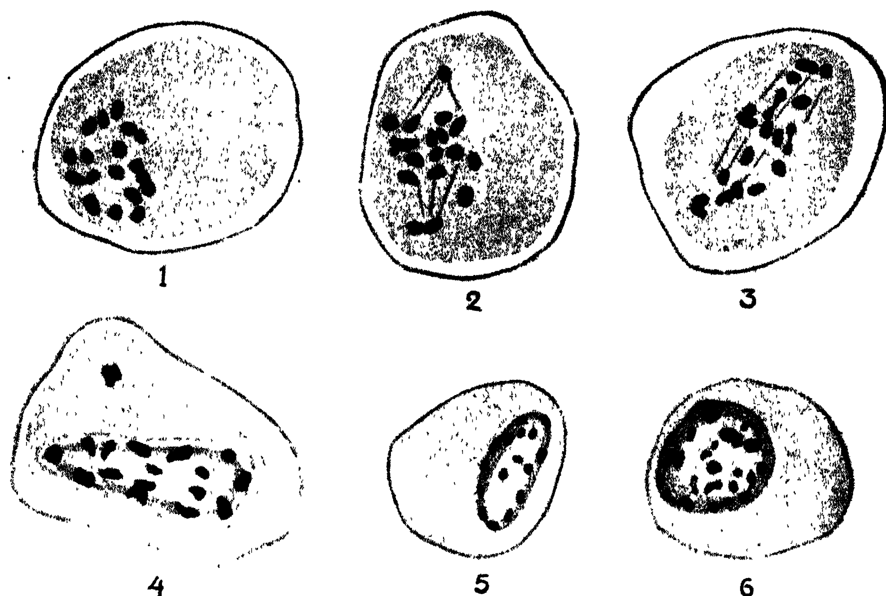


Fig. 1—6. Division in the pollen mother cells in the F_1 hybrids of *Raphanus* × *Brassica*. — Fig. 1. Metaphase of the 1st division, 18 univalents. — Fig. 2—3. Anaphases of the 1st division. — Fig. 4—6. Telophases of the 1st division with the formation of one nucleus.

the soma, but in the reduction division of the F_1 of our hybrids. We described this division rather in detail in 1924. The 9 radish chromosomes and 9 cabbage chromosomes do not conjugate with each other, and in the diakinesis and the metaphases of the 1st division all the 18 univalents are seen (v. fig. 1). These univalents usually distribute themselves unequally at the poles without splitting (fig. 2), so that the daughter nuclei often receive different numbers of chromosomes. At the second division the univalents split; the distribution of the split chromosomes again proceeds without sufficient equality. Instead of tetrads there often arise groups with a different number

of cells up to 7. In the overwhelming majority of cases the young cells degenerate, but some of them develop and reach full maturity. In the embryosac mother cell we once observed a quite regular metaphase with bivalent chromosomes, but we did not succeed in corroborating it on the other slides. From the results of the cytological examination of the second generation of our hybrids their reduction division may be considered to proceed alike in both sexes.

The described scheme of reduction division typical of our hybrids leads to the formation of gametes having a varying chromosome complex, but most frequently the number of chromosomes amounts to 9.

From a consideration of the results of the cytological investigation of the second generation it follows, that these gametes of the F_1 do not play any rôle in the production of the offspring, being apparently non-viable or not able to support competition with the diploid and tetraploid gametes in fertilization. Only the gametes possessing the entire haploid sets of both parents or even twice their number appear among our hybrids to be able to produce offspring.

But how do these gametes of 18 and 36 chromosomes originate?

Having investigated a great number of buds of old fixation, as well as buds fixed in 1924, which were taken from partly fertile F_1 hybrids, we succeeded in tracing the process leading to the formation of the gametes just mentioned. Since the reduction division begins at the bottom of the pollen sac and progressively and uniformly seizes its upper cells, it is not very difficult to trace the succession of the anomalies in the division. The surrounding cells with the normal behaviour of chromosomes in our hybrids served as a good control for ascertaining which of the stages we were dealing with, and hence which had preceeded and which was to follow.

The peculiarity which leads to the formation of 18 chromosome gametes was noted by us as early as 1924. We wrote then: »in isolated cases it was observed that the chromosomes in the first division did not separate at all forming one large nucleus». Further, in the description of the second division it was pointed out that »in a few cases a partial fusion of the two spindles into one was observed. It seems possible that the division of chromosomes that did not separate during the first division proceeds in this way» [1]. By a repeated investigation we succeeded in establishing with certainty the succession of the phenomena in the first and second divisions and in ascertaining that it is

[1] Russian text of the paper. Journal f. landw. Wissenschaft. No. 5—6. 1924.

these that lead to the production of polyploids in our hybrids. The production of 18 chromosome gametes, therefore, proceeds as follows. Owing apparently to a feeble development of the spindle in some pollen mother cells, the univalents do not distribute themselves between the poles in the anaphase of the first division and fail consequently to form two nuclei, all of them being instead included in one nucleus again (fig. 5, 6); sometimes one or two chromosomes do not get into this nucleus and keep lying in the plasm separately (fig. 4). In this

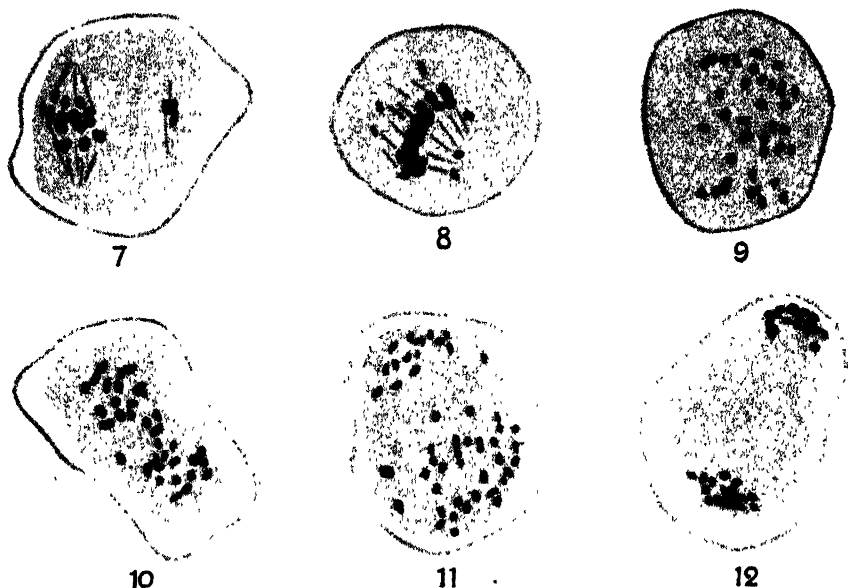
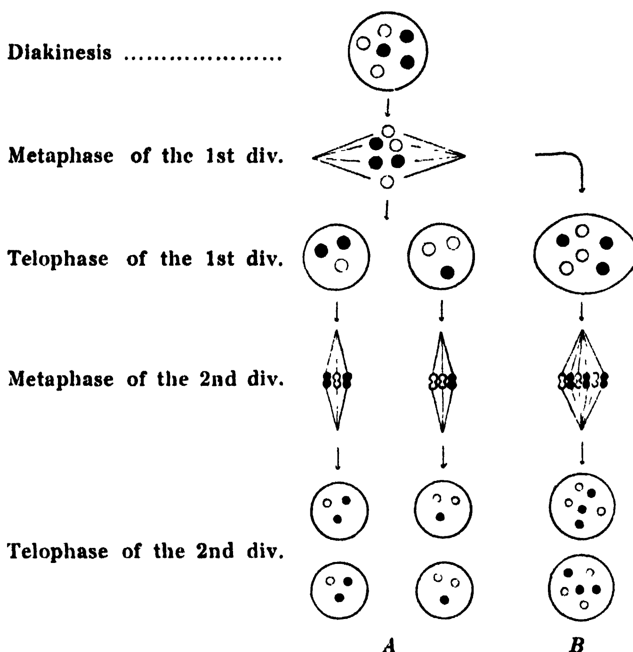


Fig. 7—12. Division in the pollen mother cells of the F_1 hybrids of *Raphanus* × *Brassica*. — Fig. 7—8. Metaphases of the 2nd division with 1 large spindle. — Fig. 9—12. Anaphases of the same division.

case the metaphase of the second division has the aspect reproduced in fig. 7, while in the first case the whole nucleus in the second division has turned into one large spindle, where the univalents split lengthwise, so that in the anaphase there often may be counted all the 36 chromosomes (v. fig. 8, 9, 10). These chromosomes separate, moving towards the poles, and form 2 nuclei with about 18 chromosomes in each of them (fig. 12). The dyads formed in this way do not undergo any more division and develop directly into two pollen grains, which therefore have the somatic number of chromosomes. This is explained by the scheme I.

According to BELLING'S (1925) terminology we have here a

doubling of the chromosome complex as a result of non-conjunction plus non-reduction, i. e. the omission of the first division. The described reduction division in hybrids of *Raphanus* × *Brassica* was observed by ROSENBERG (1917) in *Hieracium lævigatum* and *lacerum*, who termed it semi-heterotypic division (in German »halbheterotypische Teilung»). The described formation of gametes with a somatic number of chromosomes were also observed by ROSENBERG in *Hieracium*. The author says: »Eine Abänderung der halbheterotypischen Teilung,



Scheme I. Division in the pollen mother cells in F_1 hybrids of *Raphanus* × *Brassica*. — *A*. Usual course of the division. — *B*. Formation of diploid gametes.

die mehr selten vorkommt, besteht darin, dass die Spindelfigur zurückgeht, ehe die Chromosomen an die Pole gelangt sind und die ganze Chromosomengarnitur umgiebt sich wieder mit einer Membran und geht ins Ruhestadium, um später die homotypische Teilung zu vollenden». The alteration of the semi-heterotypic division, which leads to the production of gametes with a somatic number of chromosomes when the passage of »der P. M. Z.-Kern aus der Diakinese direkt ohne Spindelbildung, durch ein Kontraktionsstadium, in die Interkinese» is completed, frequently seen in *Hieracium*, is not observed in our hybrids.

The data of the cytological investigation of the F_2 of our hybrids show, that some of the plants have not 36, but 37—38 chromosomes (2n), just as in back crosses of the F_1 with *Raphanus* the plants have 28—29 chromosomes. This speaks in favour of the fact that part of the gametes of the F_1 had 19 or 20 chromosomes, i. e. that they had a number of chromosomes exceeding the somatic one. Considering the inequality in the distribution of the 36 chromosomes in the described peculiar anaphases of the second division (fig. 9, 10), this was bound to be so.

A still greater number of gametes had no doubt a less number of chromosomes than 18; besides the mentioned irregularities in the distribution, this result was brought about by the chromosomes remaining in the anaphase and not getting into the daughter nuclei, nor even taking part in the production of the pollen grains. But such gametes short of the complete haploid set of both parents, were obviously incapable of becoming realized in the offspring. A number of chromosomes exceeding the somatic one in the gametes, may naturally result also from the phenomenon of non-conjunction with the nucleus remaining undivided at the first division joined to a double splitting of some univalents, i. e. a splitting at the first as well as at the second divisions. A careful examination of the anaphases of the first division with regard to this question leads to the conclusion, that it is possible to detect splitting univalents in this stage of our hybrids, but this only very seldom and in inconsiderable numbers (v. fig. 3). Likewise in nuclei, which did not split at the first division, there may be counted, but very rarely, more than 18 chromosomes (fig. 6 — about 23 chromosomes). At the second division the split univalents may again undergo splitting, which is proved for instance by the anaphase represented in fig. 11; here there are counted 46 chromosomes, of which some are just in the stage of splitting, and some already correspond in their size to twice split univalents. If this anaphase yields only 2 nuclei, as the distribution of chromosomes shows, one of the nuclei may obtain a number of chromosomes approaching that of tetraploids. But there is very little probability that the tetraploid gametes in our hybrids arise in this way.

Such an origin of gametes with 36 or nearly 36 chromosomes involves double splitting of univalents in a large number of cells and at the same time a formation of a very large number of gametes with a number of chromosomes only slightly greater than the diploid. These gametes, passing the necessary minimum — both haplonts, that of *Raphanus* as well as that of *Brassica*, must have been fertile and we ought to

detect at least some of the offspring; but this is not the case. It is much more probable that in the hybrids of *Raphanus* × *Brassica* there takes place some other process which, too, is not frequent but not so extremely exceptional, and which naturally leads to the formation of tetraploid gametes. It is for instance imaginable, that the 36 chromosome anaphase, like the one represented in fig. 9, might sometimes be followed by the formation, not of two but of one nucleus

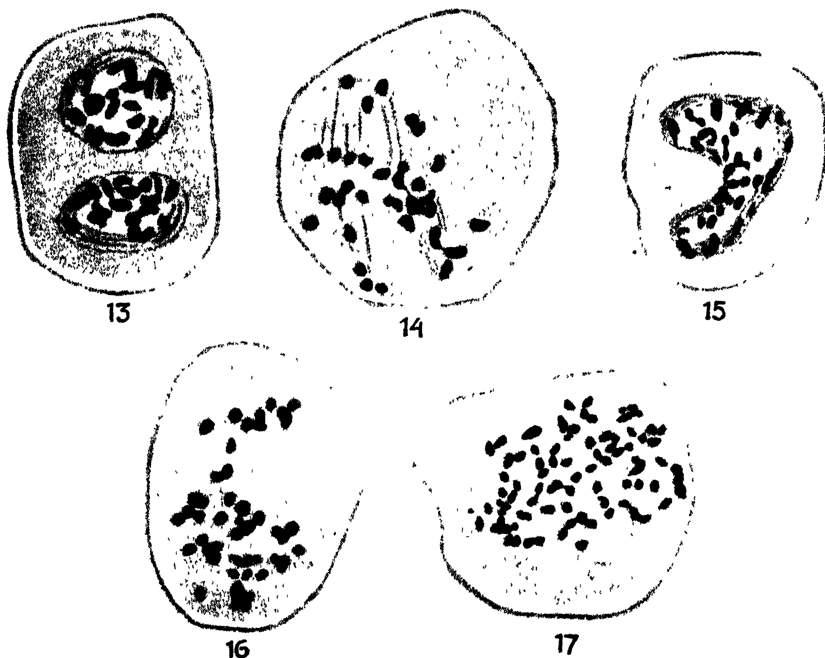
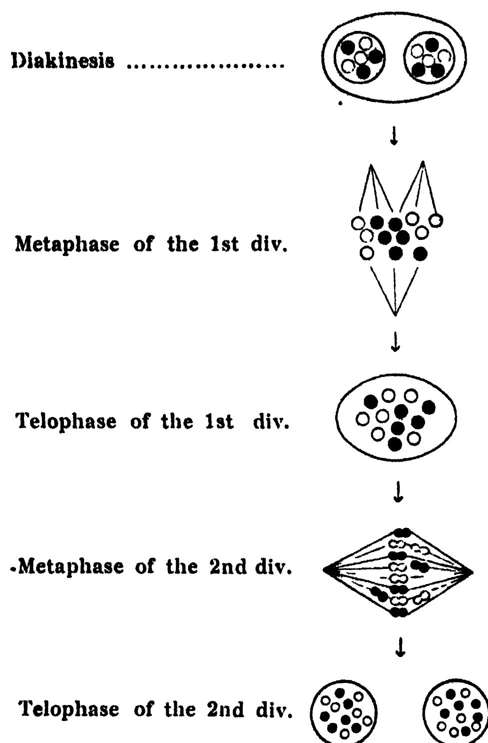


Fig. 13 -17. Division in the binuclear pollen mother cells in the F_1 hybrids of *Raphanus* × *Brassica*. — Fig. 13. Stage of diakinesis. — Fig. 14. Anaphase of the 1st division with spindles posed into one. — Fig. 15. Telophase of the 1st division with formation of one nucleus. — Fig. 16—17. Early and late anaphases of the 2nd division in cells, where the first division terminates by one nucleus.

containing all the 36 chromosomes, i. e. a process leading to the formation of tetraploid monads in our hybrids, — but such a phenomenon was not observed.

Instead, we were fortunate in tracing a series of consecutive stages of another process which appears to play a principal rôle in the production of tetraploid gametes in hybrids of *Raphanus* × *Brassica*. This process presents the following features. In the cells of the archesporium, at

the division preceding reduction division, a division of the nucleus sometimes occurs without such of the cells. As a result there are produced pollen mother cells with two nuclei each of them containing 18 chromosomes. Fig. 13 represents such a cell in the stage of diakinesis. The chromosomes in both nuclei remain non-conjugating; at the first division both spindles fuse so that the anaphase has the aspect represented in fig. 14. The mixed up univalents form later on one nucleus, i. e. the same process that always takes place in the formation of diploid gametes — the first division is reduced to nothing (fig. 15). In the second division the univalents split and their halves distribute themselves between two poles (fig. 16 — the early, fig. 17 — the late anaphase). As a result of such a distribution there must, of course, in the majority of cases arise dyads with about 36 chromosomes in each cell, and from the dyads — gametes with the same number of chromosomes. Scheme II illustrates the described process.



Scheme II. Formation of tetraploid gametes in F_1 hybrids of *Raphanus* × *Brassica*.

But returning to figures 16 and 17, anaphases of the second division, we wish to point out, that the first of them counts about 46 chromosomes and the second about 78. If in the first anaphase, the early one, the deficiency in the number of chromosomes is naturally explained by the fact, that a great number of them has not yet split; their size favours this opinion. In the second anaphase, the late one, the number of chromosomes, exceeding 72, can be explained only by the assumption of a twofold splitting of some univalents, as was pointed out in the case of the formation of diploid gametes. The irregular distribution of chromosomes in the described anaphases, the lagging behind and loss of

some of them in the plasm, in the majority of cases naturally leads to the formation in our hybrids not of tetraploid and hypertetraploid gametes, but only of hypotetraploid gametes with 33, 34, etc. chromosomes. That in the offspring no gametes with still greater deviation in the number of chromosomes from the tetraploid were found, is most probably due to the very small number of investigated plants. But it is also possible that sterility and competition of the pollen in fertilization are important factors; moreover, in the embryosac mother cell the described formation of tetraploid gametes, if it takes place here, probably proceeds in a more normal way.

Let us remark in conclusion, that if in the division preceding the reduction in some cell of the archesporium the splitting of the chromosomes would not be followed by the division of the nucleus, thus leading to the formation of one syndiploid nucleus with 36 chromosomes, we should immediately in the prophase of the reduction division in this cell obtain a conjugation between the radish and cabbage homologous chromosomes with 18 bivalents in the metaphase of the first division, which is actually observed in our tetraploid F_2; in this case the division, unlike the described one, would proceed normally and yield a tetrad with a diploid number of chromosomes in each cell.

Thus the usual course of the reduction division leads in the hybrids of *Raphanus* × *Brassica* to the production of gametes with a varying number of chromosomes, but which is near to that of the haploid; diploid and tetraploid gametes arise only as a result of certain modifications in the process of division. But these latter occur only in the offspring, as the gametes of the first kind are sterile.

It is not possible to ascertain with exactness how often diploid gametes arise. The deviations in the process of reduction division which lead to their formation appear in the same hybrids sometimes more frequently and sometimes more rarely. This gives the impression that here the external conditions of the plant in the moment of fixation play a certain rôle. The possibility of the influence of such external agencies on the reduction is clearly indicated by the experimental investigations of SAKAMURA (1920, 1926), BORGENSTAM (1922), BELLING (1925), and MICHAELIS (1926).

Contributive to the formation of tetraploid gametes in our hybrids was apparently the reduced vigour of the plants, since as already mentioned, our F_1 plants cultivated at Petrovsko-Rasumovskoe did not enjoy sufficiently good soil and other conditions of culture, and consequently developed but feebly. It is easy to calculate that from these

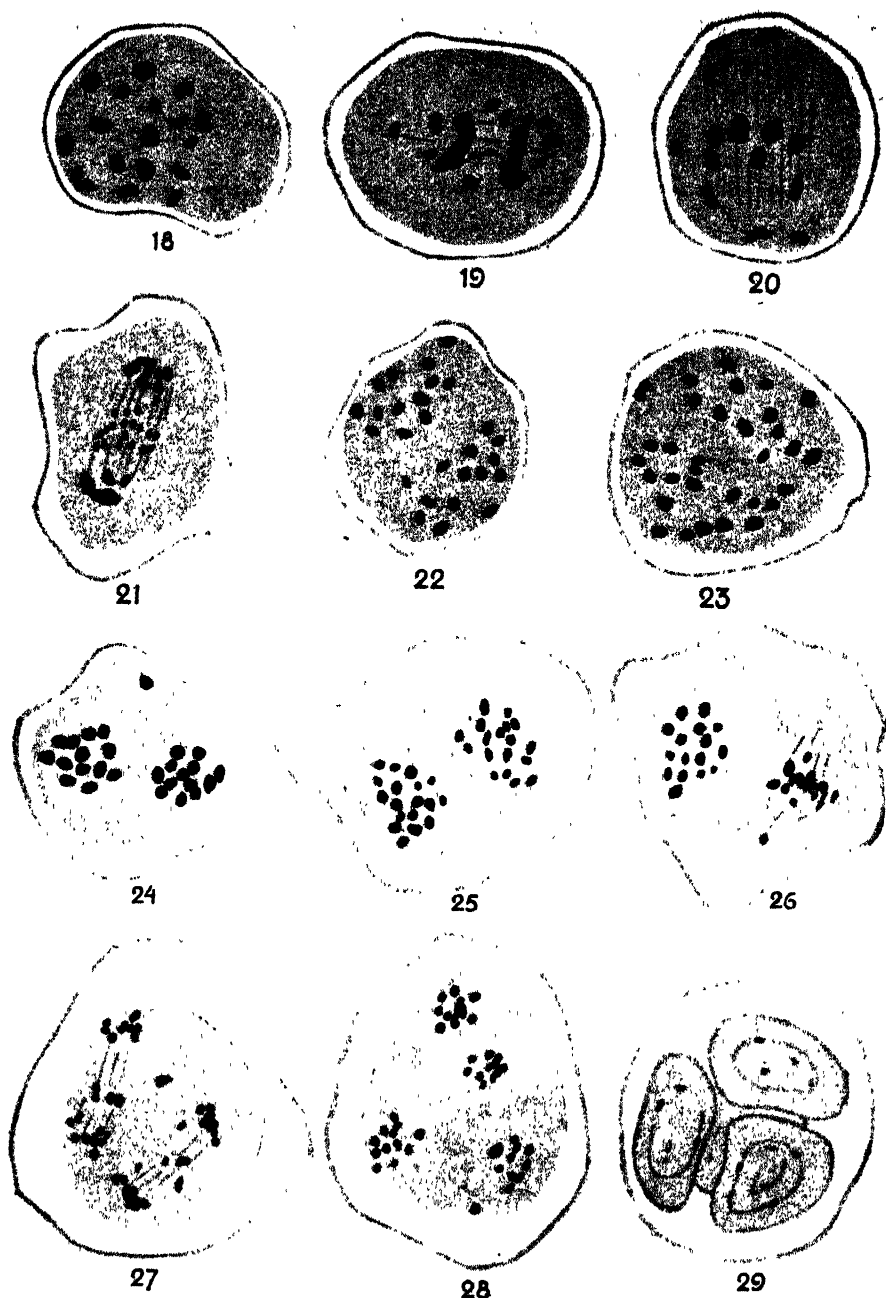


Fig. 18—29. Division in the pollen mother cells in triploid hybrids (*Raphanus* × *Brassica*) × *Raphanus*. — Fig. 18. Metaphase of the 1st division. — Fig. 19—21. Anaphases of the 1st division. — Fig. 22—23. Interkinesis. — Fig. 24—26. Metaphases of 2nd division with different numbers of chromosomes. — Fig. 27—28. Anaphases of 2nd division. — Fig. 29. Tetrad.

plants we obtained pro 77 diploid gametes 4 tetraploid ones [1] so that the latter gametes in relation to the former ones amounted here to 5,19 p. c.

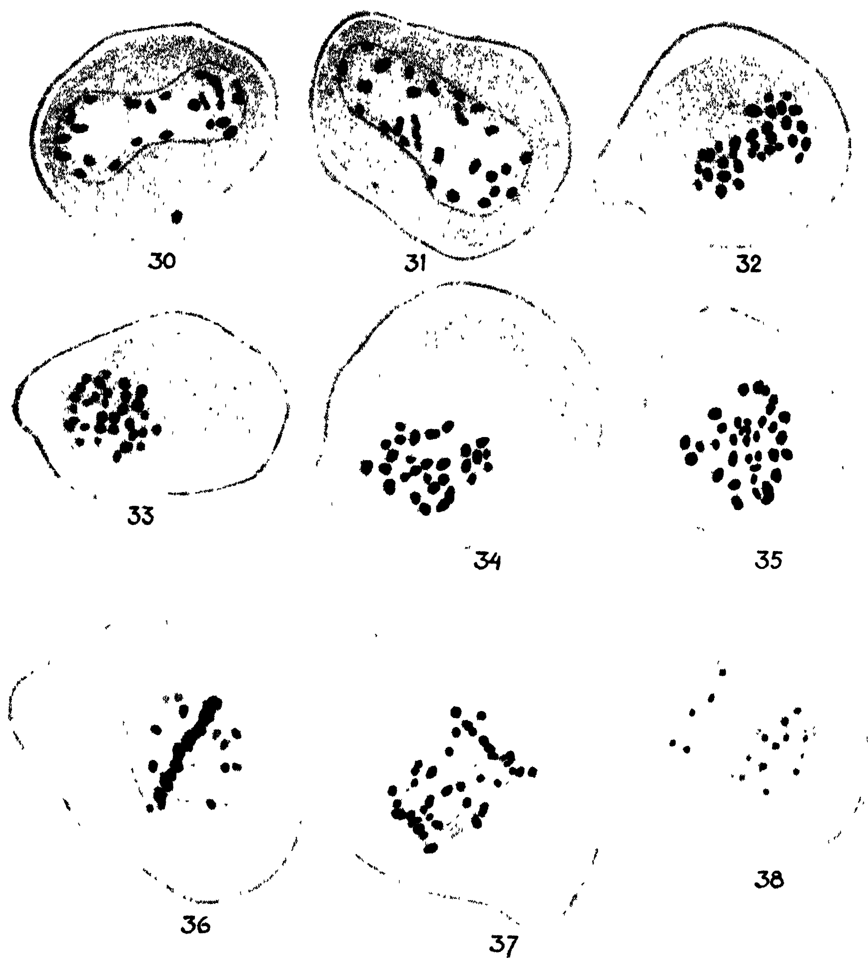


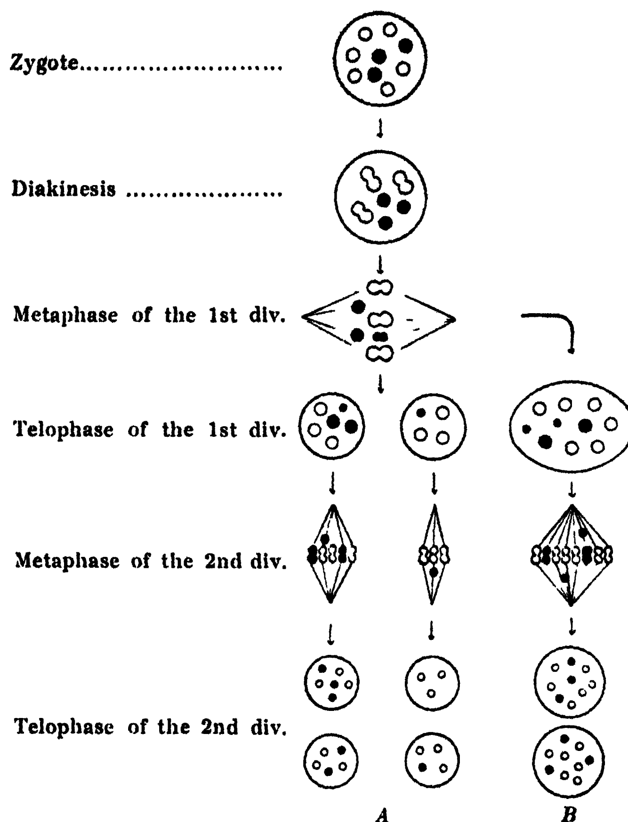
Fig. 30—38. Division in the pollen mother cells in triploid hybrids (*Raphanus* × *Brassica*) × *Raphanus*. — Fig. 30—31. Telophases of 1st division with formation of one nucleus. — Fig. 32—36. Metaphases of 2nd division with one spindle and different number of chromosomes. — Fig. 37. Anaphase of the same division. — Fig. 38. Dyad.

[1] Of the F_1 plants the formation of

63 triploids	took	63	diploid gametes
6 tetraploids	»	12	» »
2 pentaploids	»	2	tetraploid gametes
2 hexaploids	»	2	diploid and 2 tetraploid gametes.

The hybrids from Gribovo, being under very favourable conditions of culture and well grown, yielded pro 452 diploid gametes only 3 tetraploid ones; the percentage of the latter is here 0,66.

But we hope to obtain more concrete data concerning the factors influencing the process of reduction division in our hybrids from further special experiments in this direction. To learn how to increase



Scheme III. Division in the pollen mother cells in triploid hybrids (*Raphanus* × *Brassica*) × *Raphanus*. — *A*. Usual course of division. — *B*. Formation of triploid gametes.

arbitrarily the number of polyploid gametes, to learn how to pick out the latter and to use them for crossing is a very alluring task.

The process of the doubling of the chromosome complex in the gamete analogous to that described for the F_1 may not only take place in hybrids where lack of conjugation of chromosomes, feeble development of the spindle and other anomalies in the reduction division are met

with. We have also established it in our tetraploids, which as a rule have a quite normal reduction division with 18 bivalents; it takes place also in our triploids and hexaploids. Fig. 18—20 illustrate, for instance, the usual course of the reduction division in triploids and fig. 30—38 the modification of this division leading to dyads with the somatic number of chromosomes (in each cell). By way of explanation we will only point out that the division proceeds here according to the *Drosera*-scheme: in the metaphase of the first division there are 9 bivalents (radish chromosomes) and 9 univalents (cabbage chromosomes). These latter split in the cells from the same pollen pouch sometimes partly, sometimes all of them already at the first division, but often only at the second one; as a result of this the numbers of chromosomes in the metaphases of the second division are different. Scheme III illustrates the usual process of the reduction division in triploids, as well as its modification leading to gametes with the somatic number of chromosomes.

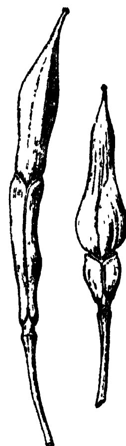


Fig. 39. — *A.* Pod of tetraploid plant. — *B.* Pod of triploid plant. (Drawings from nature. × ²/₃).

It is of importance to remark, that it is not so easy to discover, in the offspring of the triploids, the formation of gametes with a somatic number of chromosomes as in the case of the F_1; here gametes are fertile also with another chromosome complex and since it is such gametes that compose the overwhelming majority these participate in the first place in the production of the offspring. Our collaborator A. N. LUTKOV made a cytological investigation of 28 plants obtained from triploids under condition of free blossoming. The results were as follows:

Number of chromosomes found (2n)	18	19	20	21	23	24
Number of plants..................................	13	8	4	1	1	1

Thus, not a single gamete with 27 chromosomes could be found here. But such a gamete might no doubt be obtained from our triploids, very rarely indeed even from hexaploid plants, the success depending merely on the scale of the work.

Among the offspring of tetraploids, as well as of hexaploids, it will of course be possible to find plants with a new doubled chromosome complex but only after the examination of a great number of plants.



Fig. 40. Young tetraploid plant. (Photogr. in spring 1925.)

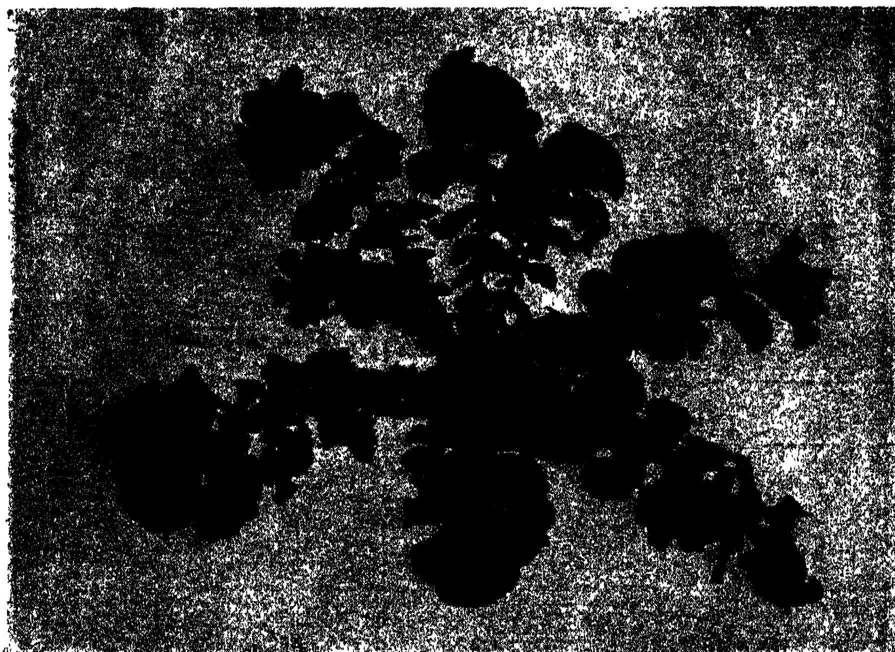


Fig. 41. Young triploid plant. (Photogr. in spring 1925.)

The described production of gametes with the somatic number of chromosomes occurs probably not seldom in nature in the most various plants, but it leads to the production of polyploids only in the most exceptional cases.

In the hybrids of the F_1 of *Raphanus* × *Brassica* the gametes with the somatic complex of chromosomes produce in the F_2, as has been shown, tetraploid plants; these plants do not show segregation, and this very fact provides a final corroboration of the correctness of FEDERLEY'S views (1913) as to the cytological conditions of the constant intermediate inheritance. But this is not all. Having like the F_1 hybrids a pod of very peculiar structure, which characterizes them as a distinct species, the tetraploid F_2 hybrids acquire quite regular reduction division, full fertility and, moreover, prove unable to cross with one of their parents — *Brassica.* And it seems that we here approach nearer than we ever did the experimental reproduction of one of the processes in species-formation.

The present investigation has been partly made during my stay abroad and I feel obliged to express in this place my deep gratitude to Professor Ö. WINGE (Copenhagen), Professor E. BAUR (Berlin) and to the personnel of John Innes Horticultural Institution (London) for their hospitality in placing at my disposal all the commodities in their laboratories.

All the drawings in the present paper are made with the aid of an »ABBE» apparatus on the level of a working table with ZEISS 2 mm. objective and a 15 mm. eyepiece. Magnification 2300.

Fixative: 10 parts 1 % chromic acid (CrO_3).
4 parts 40 % formalin (40 % of commercial formalin).
1 part glacial acetic acid.

For staining were used: iron hæmatoxylin (fig. 5—6, 8—9, 18—38), gentian violet (fig. 1—4, 7, 10—17).

LITERATURE CITED.

1. BELLING, I. 1925. The origin of chromosomal mutation in *Uvularia.* Journ. Genet. Vol. 15.
2. BORGENSTAM, E. 1922. Zur Zytologie der Gattung *Syringa* nebst Erörterungen über den Einfluss äusserer Faktoren auf die Kernteilungsvorgänge. Arkiv f. Bot. XVII.

3. CLAUSEN, R. E. and GOODSPEED, T. H. 1925. Interspecific hybridization in *Nicotiana*. II. A tetraploid *glutinosa-tabacum* hybrid, an experimental verification of WINGE's hypothesis. Genetics 10.

4. FEDERLEY, H. 1913. Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaera anachoreta, curtula* und *pigra*, sowie einiger ihrer Bastarde. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre, Bd. 9.

5. KARPECHENKO, G. D. 1924. Hybrids of *Raphanus sativus* × *Brassica oleracea*. Journ. Genet. Vol. XIV; also in Journ. f. landw. Wissenschaft, No. 5—6. (Russian with German summary).

6. MARCHAL, EL. et EM. 1907—1911. Aposporie et sexualité chez les mousses. Bull. Acad. Belgique (Cl. d. Sc.). 1907, 1909 and 1911.

7. MICHAELIS, P. 1926. Über den Einfluss der Kälte auf die Reduktionsteilung von *Epilobium*. Arch. f. wissensch. Botanik. (Planta). Bd. I.

8. ROSENBERG, O. 1917. Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium*. Svensk Bot. Tidskrift. Bd. XI.

9. SAKAMURA, T. 1920. Experimentelle Studien über die Zell- und Kernteilung u. s. w. Journ. Coll. Scien. Tokyo Imper. Univ. Vol. 39. Art. 11.

10. — 1926. Über die experimentell veranlasste Entstehung von keimfähigen Pollenkörnern mit abweichenden Chromosomenzahlen. Japan. Journ. of Botany. Vol. III. No. 2.

11. TSCHERMAK, E. und BLEIER, H. 1926. Über fruchtbare *Ægilops*-Weizenbastarde. (Beispiele für die Entstehung neuer Arten durch Bastardierung). Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellschaft, Bd. XLIV.

12. WETTSTEIN, F. v. 1924. Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre. Bd. 33.

13. WINKLER, H. 1916. Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschr. f. Bot., Bd. 8.

DAS VERHALTEN PARTIELLER SPELTOID-MUTATIONEN BEI KREUZUNG UNTEREINANDER

(UNTERSUCHUNGEN ÜBER SPELTOIDMUTATIONEN BEIM WEIZEN IV)

VON *H. NILSSON-EHLE*
INSTITUT FÜR VERERBUNGSFORSCHUNG, SVALÖF

Um in experimenteller Weise weiter feststellen zu können, dass die Speltoidmutationen beim Weizen Komplexmutationen darstellen, d. h. auf einmal in mehreren Erbfaktoren oder Genen mutieren, ist es u. a. wichtig, die Teilmutationen des Komplexes mit einander zu kreuzen.

Wie ich in meinen früheren Speltoidabhandlungen näher erörtert habe, gibt es einerseits grössere Speltoidmutationen, die auf einmal sowohl Begrannung als die charakteristischen Speltoidmerkmale in Ähren und Spelzen umfassen, andererseits kleinere Speltoidmutationen, die sich nur auf die spezifischen Speltoidmerkmale oder nur auf die Begrannung erstrecken.

Durch die grössere Mutation entsteht aus dem grannenlosen Normaltypus auf einmal der begrannte Speltoid. Das erste sichtbare Resultat der Mutation ist der betreffende Heterozygot. Bei diesem verhält sich in den von mir erörterten Fällen die mutative Veränderung wie eine Einheit, indem Begrannung und Speltoidmerkmale sich nicht oder nur äusserst selten von einander trennen. Infolgedessen verhält sich die Spaltung in der Nachkommenschaft des Speltoidheterozygoten normalerweise einfach, indem nur grannenloser Normaltypus, Heterozygot und begrannter Speltoid auftreten.

Durch die partiellen Speltoidmutationen, d. h. Teilmutationen des Komplexes, entstehen unabhängig von einander aus dem unbegrannten Normaltypus teils der unbegrannte Speltoid, teils der begrannte (bezw. halbbegrannte) Normaltypus.

Aus der Verbindung unbegrannter Normaltypus × unbegrannter Speltoid entsteht ein Speltoidheterozygot von gewöhnlichem Aussehen, der in seiner Nachkommenschaft in einfacher Weise Normaltypus,

Heterozygot und den unbegrannten Speltoid ausspaltet. Die Kreuzung unbegrannter Speltoid × begrannter Speltoid wurde auch schon beschrieben (1920, S. 283—284); der Heterozygot ist ein unbegrannter Speltoid, der in einfacher Weise nur Speltoiden, teils unbegrannte (z. T. Heterozygoten, z. T. Homozygoten), teils begrannte, ausspaltet.

Mit Spannung wurden deshalb die Resultate der Kreuzung begrannter Normaltypus × unbegrannter Speltoid abgewartet (vgl. meine Abhandlung 1920, S. 294). Die Frage war, ob auch hier die einfache Spaltung vorliegen würde. Die jetzt untersuchten Fälle haben gezeigt, dass dies nicht der Fall ist. Im Gegenteil verhalten sich hier Begrannung und Speltoidmerkmale wie getrennte Merkmale und spalten weitgehend unabhängig von einander, indem wie unten gezeigt werden soll, nur eine niedrige, obzwar unschwierig feststellbare Koppelung vorhanden ist.

Diese Feststellung des Verhaltens der Teilmerkmale durch experimentelle Untersuchung ist eine Frage für sich, die unabhängig von der Frage über die eigentliche Entstehungsweise der betreffenden Mutationen erfolgen kann. Auf die Erklärung des Entstehens der Mutationen, die WINGE (1924) gegeben hat, werde ich unten näher zurückkommen. Nur möchte ich hier vorläufig bemerken, dass auch die Theorie von WINGE, die im Prinzip das Entstehen der Speltoidmutationen auf die substantielle Eliminierung eines bestimmten Chromosoms (bezw. Teils eines Chromosoms) aus dem Bestande und seine Ersetzung durch einen anderen Chromosom (bezw. Teil desselben) zurückführt, wie WINGE auch hervorhebt, zur Annahme eines mehr oder weniger komplexen Charakters der Speltoidmutationen zwingt. Als Grundlage des weiteren Eindringens in das vorliegende Problem muss es deshalb als wichtig betrachtet werden, diesen komplexen Charakter durch experimentelle Versuche möglichst eingehend und exakt nachzuweisen. Als ein Beitrag in dieser Richtung mag denn diese Untersuchung betrachtet werden.

Die Kreuzung Normaltypus, begrannt (*Ab*) × Speltoid, unbegrannt (*aB*) ergab als F_1 wie erwartet unbegrannte Speltoidheterozygoten, dem Aussehen nach von den gewöhnlichen, durch Mutation entstandenen Speltoidheterozygoten durchaus nicht abweichend. F_2 ergab aber eine ganz andere Spaltung. Während die gewöhnlichen, aus unbegranntem Normaltypus durch Mutation entstandenen Speltoidheterozygoten wie gesagt die einfache Spaltung unbegrannter Normaltypus, Heterozygot und begrannter Speltoid ergeben, ist das Verhältnis hier ein ganz anderes. Auch nicht die bei vollständiger Koppelung zu erwartende ein-

fache Spaltung begrannter Normaltypus, Heterozygot und unbegrannter Speltoid ist hier vorhanden. Im Gegenteil werden die möglichen Neukombinationen von Begrannung und Speltoidmerkmalen gebildet, indem auch unbegrannter Normaltypus und begrannter Speltoid ausgespaltet werden. Die Spaltung in F_2 geht aus der Tabelle 1 hervor.

TABELLE 1. *Spaltung in F_2 aus Kreuzung begrannter Normaltypus × unbegrannter Speltoid.*

F_1-Pflanze Jahr und Nummer	F_2 Jahr und Nummer	Anzahl F_2-Pflanzen						
		Normaltypus		Heterozygot		Speltoid		Summe
		unbegrannt	begrannt	unbegrannt	begrannt	unbegrannt	begrannt	
$1920—848_1$	1921—969	43	54	157	37	82	7	380
» » $_2$	» 970	40	40	122	21	69	0	292
» » $_3$	» 971	26	25	90	14	50	0	205
$1921—977_1$	1922—1080	59	55	177	52	116	5	464
» » $_2$	» 1081	54	61	194	49	110	7	475
» » $_3$	» 1082	33	43	160	30	112	7	385
» » $_4$	» 1083	38	45	113	24	83	3	306
» » $_5$	» 1084	29	34	105	28	65	1	262
» » $_6$	» 1085	31	23	96	24	72	3	249
» » $_7$	» 1086	20	32	108	23	49	2	234
» » $_8$	» 1087	19	31	85	23	47	1	206
» » $_9$	» 1088	23	22	90	22	53	5	215
» » $_{10}$	» 1089	19	13	72	16	44	2	166
	Summe	434	478	1569	363	952	43	3839
Theoretische Zahlen nach Koppelung 1 : 2,8 : 2,8 : 1......		439	521	1547	372	893	67	3839
		±19,7	±21,2	±30,4	±18,3	±26,2	±8,1	—

Die beiden verschiedenen Kreuzungen, F_1 1920—848 und F_1 1921—977, ergeben wie die Tabelle zeigt ziemlich übereinstimmende Zahlen. Freie Kombination ist nicht vorhanden; in dem Falle sollten u. a. die unbegrannten Normaltypen dreimal so oft wie die begrannten vorkommen. Sämtliche Spaltungszahlen beweisen eine sichere Koppelung, ungefähr nach dem System 1 *AB* : 2,8 *Ab* : 2,8 *aB* : 1 *ab*.

Der ausgespaltete begrannte Speltoid ist hier ein lebenskräftiger Typus und entsteht in etwa normaler Kombinationszahl. Eine sicher nachweisbare Elimination desselben, wie bei dem mutativ entstandenen Begranntspeltoid, ist nicht vorhanden.

Die Regelmässigkeit der Spaltung, nach einem bestimmten Koppelungssystem, geht noch sicherer aus dem Verhalten der F_3 hervor (Tab. 2).

TABELLE 2. *Spaltung in F_3 aus Kreuzung begrannter Normaltypus × unbegrannter Speltoid.*

Unbegrannter Heterozygot aus F_2 Jahr und Nummer	F_3 Jahr und Nummer	Anzahl von F_3-Pflanzen						
		Normaltypus		Heterozygot		Speltoid		Summe
		unbegrannt	begrannt	unbegrannt	begrannt	unbegrannt	begrannt	
1921—969$_1$	1922—1093	33	40	97	23	52	3	248
» » $_2$	» 1094	33	38	113	23	55	3	265
» » $_3$	» 1095	34	30	121	35	65	6	291
» » $_4$	» 1096	28	30	112	22	68	2	262
» » $_5$	» 1097	17	40	119	18	59	1	254
» » $_6$	» 1098	29	34	78	17	46	1	205
» » $_7$	» 1099	19	24	78	20	39	2	182
» » $_8$	» 1100	55	—	90	—	49	—	—
» » $_9$	» 1101	68	—	95	—	50	—	–
» » $_{10}$	» 1102	43	—	107	—	41	—	—
» » $_{11}$	» 1103	20	22	61	11	46	6	166
» » $_{12}$	» 1104	15	22	73	13	33	1	157
» » $_{13}$	» 1105	38		79	—	43	—	–
» » $_{14}$	» 1106	20	22	67	12	26	2	149
» » $_{15}$	» 1107	11	19	64	15	44	1	154
» » $_{16}$	» 1108	17	18	57	12	38	4	146
» » $_{17}$	» 1109	19	19	63	19	33	5	158
» » $_{18}$	» 1110	24	1	45	16	15	15	—
» » $_{19}$	» 1111	30	—	61	—	34	—	—
» » $_{20}$	» 1112	7	14	24	8	21	1	75
Summe der in 6 Typen spaltenden Parzellen (mit Ausnahme von 1922—1110).....		302	372	1127	218	625	38	2712
Theoretische Zahlen nach Koppelung 1 : 2,8 : 2,8 : 1......		310	368	1093	263	631	47	2712
		± 16,6	± 17,8	± 25,5	± 15,4	± 22,0	± 6,8	—
Summe der in 3 Typen spaltenden Parzellen		234	—	432	—	217	—	—

Es wurden allerdings nur 20 unbegrannte F_2-Heterozygoten ausgesät, die aber sehr deutlich die zu erwartende Spaltung ergaben. Bei Koppelung 1 : 2,8 : 2,8 : 1 sollen von den unbegrannten Heterozygoten

67 % ($Ab \times aB$) die F_2-Spaltung wiederholen, 9 % ($AB \times ab$) sollen die umgekehrte Koppelung 2,8 : 1 : 1 : 2,8 zeigen und 24 % ($AB \times aB$) sollen die einfache Spaltung 1 unbegrannter Normaltypus : 2 unbegrannte Heterozygoten : 1 unbegrannter Speltoid ergeben. Von den 20 ausgesäten Pflanzen wiederholen, wie die Tabelle 2 zeigt, 14 (= 70 %) die F_2-Spaltung, 1 (1922—1110) (= 5 %) ergibt die umgekehrte Koppelung, 5 (= 25 %) zeigen die einfache Spaltung. Die gesamte Spaltung der 14 genannten Parzellen ist mit der F_2-Spaltung sehr übereinstimmend. Die Parzelle mit der umgekehrten Koppelung (1922—1110; aus $AB \times ab$) ergibt, soweit die Zahlen zeigen können, dieselbe lose Koppelung, wie die aus der Verbindung $Ab \times aB$ hervorgehenden Pflanzen.

Die partielle Koppelung ist somit ganz klar. Ganz genau anzugeben, wie stark die Koppelung ist, lässt sich natürlich nicht machen. Dies ist auch nebensächlich. Nur so viel ist festzuhalten, dass die Spaltung regelmässig verläuft und dass die Koppelung ungefähr dem System 1 : 2,8 : 2,8 : 1 folgt.

Diese Feststellung einer sicheren, aber nur partiellen und ziemlich losen Koppelung zwischen Begrannung und Speltoidmerkmalen ist aus mehreren Gesichtspunkten von besonderem Interesse. Erstens ist diese Tatsache ein weiterer und endgültiger Beweis dafür, dass die Speltoidmutationen Komplexmutationen darstellen. Die Begrannung und Speltoidmerkmale werden von verschiedenen Genen verursacht, die mit einander in beliebiger Weise kombiniert werden können. Bei den gewöhnlichen Speltoidmutationen, wo der begrannte Speltoid auf einmal vom unbegrannten Normaltypus entsteht, folgen aber die Merkmale, die Gene, einander als ein gemeinschaftlicher geschlossener Komplex und zeigen dann eine absolute (oder fast absolute) Koppelung.

Es fragt sich also, weshalb dieselben Merkmale in einem Falle eine lose, sehr niedrige Koppelung, in anderen Fällen eine ausserordentlich starke zeigen. Aus der hier nachgewiesenen losen Koppelung ist der Schluss zu ziehen, dass die Merkmale im betreffenden Chromosom ziemlich weit von einander entfernt sind. Die Komplexmutation, auf einmal Begrannung und Speltoidmerkmale umfassend, betrifft somit einen ziemlich beträchtlichen Teil des Chromosoms, eventuell nach der Theorie WINGE's (vgl. unten) den ganzen Chromosom. Bei den Teilmutationen aber, wo die Begrannung für sich, die Speltoidmerkmale für sich mutieren, besteht die Möglichkeit, dass die zwischenliegende Strecke des Chromosoms unverändert bleibt. In dem Falle wird, wenn beide Teilmutationen zusammen vorkommen, der Unterschied vom normalen Chromosom doch nicht so gross, wie bei der totalen Kom-

plexmutation, wo auch die zwischenliegende Strecke mutieren muss. M. a. W., die Affinität der Chromosomen bleibt im ersteren Falle grösser, was wahrscheinlich die Überkreuzung erleichtert, während die Überkreuzung bei der grossen, totalen Komplexmutation vollständig (oder fast vollständig) unterbleibt.

Mit dieser Annahme steht auch in guter Übereinstimmung, dass der aus den beiden Teilmutationen experimentell konstruierte Begrannt-speltoid einen weit mehr normal lebenskräftigen Typus darstellt, als der durch Totalkomplexmutation hervorgegangene. Elimination von Speltoidpollen scheint nämlich hier nicht vorzukommen. Je grösser die genotypische Abweichung vom Normaltypus ist, um so mehr wird im allgemeinen die Vitalität herabgesetzt, wie ich früher (vgl. meine Abhandlung 1917) hervorgehoben habe. Keine der beiden Teilmutationen bewirkt jedoch eine nennenswerte Herabsetzung der Vitalität, und auch nicht, wie es scheint, beide Teilmutationen zusammen.

Man könnte denn die Sache auch so ausdrücken, dass in der Zwischenteilstrecke, die von den Teilmutationen nicht, wohl aber von der Totalkomplexmutation betroffen wird, Gene vorhanden sind, die auf die Koppelung einwirken, bezw. solche die auf die Vitalität einwirken. Es ist dies nur ein anderer Ausdruck dafür, dass Unterschiede in vielen Genen (wie auch z. B. bei manchen Artenkreuzungen) im Grossen und Ganzen eine geringere Affinität der Chromosomen bewirken müssen. Dass die Affinität der Chromosomen wesentlich von ihrer eigenen genotypischen Beschaffenheit abhängen muss, scheint ziemlich selbstverständlich und wird von solchen experimentell untersuchten Fällen wie den hier vorliegenden, wo die Überkreuzung der betreffenden Chromosomen in einem Fall häufig, in einem anderen Fall fast gar nicht vorkommt, weiter bekräftigt.

Dass bei den Teilmutationen eine unveränderte, nicht mutierte Zwischenstrecke übrigbleibt, die die Überkreuzung und damit die Bildung der Neukombinationen ermöglicht, geht noch deutlicher aus der Kreuzung halbbegrannter Normaltypus × unbegrannter Speltoid (beide aus Panzerweizen) hervor. Wie ich in meiner Abhandlung 1920 gezeigt habe, entstehen der begrannte und der halbbegrannte Normaltypus als unabhängige Mutationen aus dem gewöhnlichen unbegrannten Normaltypus. Die drei Typen bilden mit einander einen typischen multiplen Allelomorph. Veröffentlicht wurde 1920 allerdings nur das Verhalten der aus der Sorte Extra-Squarehead II entstandenen diesbezüglichen Mutationen. Später wurden auch die beiden Mutationen

(halbbegrannt und begrannt) aus dem Panzerweizen mit einander gekreuzt und ergaben dabei dasselbe Resultat wie die früher untersuchten: F_1 war halbbegrannt und F_2 ergab die einfache Spaltung 3 halbbegrannt : 1 begrannt (927 halbbegrannt : 308 begrannt).

Die Kreuzung halbbegrannter Normaltypus × unbegrannter Speltoid verhält sich in gleicher Weise wie die oben beschriebene Kreuzung begrannter Normaltypus × unbegrannter Speltoid, nur ist die Koppelung interessant genug noch entschieden loser.

F_1 war wie gewöhnlich ein unbegrannter Speltoidheterozygot. F_2 ergab die folgende Spaltung (Tab. 3).

TABELLE 3. *Spaltung in F_2 aus Kreuzung halbbegrannter Normaltypus × unbegrannter Speltoid.*

F_1-Pflanze Jahr und Nummer	F_2 Jahr und Nummer	Anzahl F_2-Pflanzen						
		Normaltypus		Heterozygot		Speltoid		Summe
		unbegrannt	halbbegrannt	unbegrannt	halbbegrannt	unbegrannt	halbbegrannt	
1920—849$_1$	1921—972	115	63	230	82	132	31	653
» » $_2$	» 973	37	24	74	30	40	4	209
	Summe	152	87	304	112	172	35	862
Zahlenverhältnis bei freier Kombination 1 : 1 : 1 : 1		162	54	323	108	161	54	862
		±11,5	±7,1	±14,2	±9,7	±11,4	±7,1	—
Zahlenverhältnis bei Koppelung 1 : 1,4 : 1,4 : 1......... ..		142	73	326	105	178	38	862
		±10,0	±8,2	±14,2	±9,6	±11,9	±6,0	-

Es ist sofort ersichtlich, dass dieselbe Koppelung wie bei der vorigen Kreuzung nicht vorhanden ist: die Neukombinationen, unbegrannter Normaltypus einerseits und halbbegrannter Speltoid andererseits, sind viel zahlreicher. Vollständig freie Kombination ist wohl zwar kaum vorhanden (die Differenz in der zweiten Gruppe ist fast fünfmal so gross wie der mittlere Fehler). Die Koppelung kann aber nur ganz niedrig sein (höchstens etwa 1 : 1,5 : 1,5 : 1).

Wird dagegen derselbe halbbegrannte Normaltypus mit dem durch Komplexmutation entstandenen *begrannten* Speltoid (A-Reihe 1 aus Panzerweizen; vgl. meine Abhandlung 1921, S. 31) gekreuzt, so zeigt F_2 vollständige Koppelung, in derselben Weise wie bei den aus unbegranntem Normaltypus und begranntem Speltoid hervorgegangenen

Heterozygoten. Die Spaltung ist einfach; die Neukombinationen, begrannter Normaltypus und halbbegrannter Speltoid, werden nicht gebildet. Als F_1 wurden drei halbbegrannte Speltoidheterozygoten erhalten, die in F_2 insgesamt 481 halbbegrannte Normaltypen, 480 halbbegrannte Heterozygoten und 45 begrannte Speltoide ergaben. Keine Überkreuzung konnte somit hier konstatiert werden.

Bei Kreuzung mit der Teilmutation (unbegranntem Speltoid) ist also die Kombination fast frei, während bei Kreuzung derselben Linie mit der Totalmutation (begranntem Speltoid) anscheinend vollständige Koppelung vorhanden ist. Die Gegensätze sind also hier besonders gross, und es scheint keine andere Erklärung möglich, als dass im ersteren Falle eine unveränderte Zwischenstrecke vorhanden ist, die den Austausch der betreffenden Merkmale ermöglicht, während im letzteren Falle auch die Zwischenstrecke zu der Abänderung gehört und dadurch die Überkreuzung der Chromosomen unmöglich macht.

Da bei Kreuzung mit dem halbbegrannten Normaltypus die Koppelung entschieden loser ist als bei Kreuzung mit dem vollbegrannten Normaltypus, ist daraus der Schluss zu ziehen, dass im ersteren Falle die unveränderte Zwischenstrecke länger als im letzteren Falle ist. Diese Erwägung ist eine starke Stütze für die schon in meiner Abhandlung 1920, S. 282, 299 als möglich dargestellte Auffassung, dass auch Begrannung und Halbbegrannung keinen echten multiplen Allelomorph darstellen, sondern durch verschiedene Gene bewirkt werden; auch die Begrannungsmutation ist somit eine Komplexmutation, verschiedene Begrannungsgene auf einmal umfassend, während die Halbbegrannungsmutation eine Teilmutation derselben darstellt.

Wäre ein echter multipler Allelomorphismus vorhanden, hätte man genau die gleiche Koppelung zu erwarten. Es wäre ganz unverständlich, weshalb die Koppelung bei Kreuzung mit dem halbbegrannten Typus entschieden loser sein sollte als bei Kreuzung mit dem begrannten.

Mit der Annahme von Komplexmutation ist aber Alles vollkommen verständlich. Beim halbbegrannten Typus ist die mutierte Strecke kürzer als beim begrannten Typus und vom Speltoidkomplex weiter entfernt; m. a. W. die Zwischenstrecke wird länger.

Der Fall ist besonders interessant, weil Begrannung und Halbbegrannung ein typisch abgestuftes Merkmal darstellt, was den Gedanken an einen echten multiplen Allelomorph besonders gerne herbeiführen würde.

Die gewöhnliche Begrannungsmutation macht sonst an und für

sich ganz und gar den Eindruck einer gewöhnlichen einfachen Genmutation. Es ist deshalb wahrscheinlich, dass auch andere anscheinend einfache Genmutationen in Wirklichkeit Komplexmutationen darstellen, die infolge Koppelung als eine gemeinschaftliche Einheit vererbt werden.

Bei der komplexen Begrannungsmutation scheint die Koppelung ebenso vollständig zu sein wie bei der totalen Speltoidmutation. Eine Ausspaltung des halbbegrannten Typus aus der Verbindung unbegrannt × begrannt hat jedenfalls in meinem Material noch nicht stattgefunden. Wenn sie vorkommt, muss sie also sehr selten sein.

Die Chromosomen meiner mutativ entstandenen Speltoidheterozygoten (A-, B- und C-Reihen aus Panzerweizen) wurden von Fil. Mag. H. EKSTRAND im Laboratorium Prof. ROSENBERG's in Stockholm untersucht. Nach Mitteilung von Mag. EKSTRAND wurden vorläufig keine Unregelmässigkeiten, weder an Anzahl noch an Verhalten der Chromosomen, gefunden.

Dieser Umstand scheint mir jedoch kein Hindernis für die Theorie WINGE's darzutun. WINGE (1924, S. 250) denkt sich die Speltoidmutation in der Weise zu entstehen, dass beim polyploiden *Triticum vulgare* von den drei zur selben Gruppe gehörigen Chromosomen, 1 *A*, 1 *B* und 1 *C*, ein Chromosom *B* unbegrannt normal, ein anderer *C* (sowie auch *A*) begranntspeltoid veranlagt sei und dass in seltenen Ausnahmefällen bei der Reduktionsteilung, nach anormaler Paarung *B* mit *C* und *C* mit *B*, die beiden *C*-Chromosomen an die eine Seite, die beiden *B*-Chromosomen an die andere Seite gehen, so dass neben typischen *ABC*-Gameten ausnahmsweise *ACC*- und *ABB*-Gameten gebildet werden. *ACC* ist denn ein »mutierter» Speltoidgamet, und durch Verbindung mit einem typischen *ABC*-Gamet entsteht der Speltoidheterozygot *ABC* × *ACC*, aus dem dann der Speltoidhomozygot, der begrannte Speltoid gebildet wird. Infolge geringer Affinität der *B*- und *C*-Chromosomen erfolgt als Regel keine Überkreuzung derselben, und der Speltoidkomplex wird daher als eine geschlossene Einheit vererbt.

Diese Theorie WINGE's steht offenbar mit mehreren experimentellen Tatsachen der Komplexmutationserscheinung in sehr guter Übereinstimmung und verdient die grösste Beachtung. Obwohl es beim Material WINGE's gewisse sichtliche Chromosomenstörungen waren, die zur Aufstellung der Theorie führten, lässt sich sehr wohl denken, dass in anderen Fällen, d. h. bei anderen Weizengenotypen, die Umlagerung der Chromosomen zu keinen sichtlichen Störungen führt; sie kann aber trotzdem vorkommen.

Eine grosse Schwierigkeit für die Theorie bildet aber vorläufig das Entstehen der Teilmutationen des grossen Komplexes, der begrannte und der halbbegrannte Normaltypus, der unbegrannte Speltoid sowie auch die verschiedenen Begranntspeltoiden (A-, B- und C-Reihen), die unabhängig von einander bei demselben Material entstehen. WINGE (1924, S. 261) hat auch diese Schwierigkeit beachtet, denkt sich aber eine hin und da stattfindende Überkreuzung zwischen dem *B*- und *C*-Chromosom als Mittel, die Teilmutationen zu verwirklichen.

Theoretisch ist gegen diese Annahme nichts einzuwenden. Nach den sehr umfassenden, in meinen Abhandlungen 1920 und 1921 veröffentlichten experimentellen Untersuchungen ist aber diese Überkreuzung, wenn sie überhaupt vorkommt, so äusserst selten, dass die Teilmutationen im Grossen und Ganzen nur eine ganz verschwindend kleine Prozentzahl der Totalspeltoidmutationen ausmachen sollten. Das ist aber durchaus nicht der Fall. Zwar scheinen die gefundenen Heterozygoten, die zur Totalmutation, zum Begranntspeltoid führen, im Grossen und Ganzen am häufigsten zu sein. Beim Panzerweizen fand ich jedoch gegen 6 Totalmutationen 1 unbegrannten Speltoid, 1 begrannten und 1 halbbegrannten Normaltypus. Bei der Sorte Extra-Squarehead II wurden die begrannte und unbegrannte Mutation, sowie der unbegrannte Speltoid gefunden, dagegen nicht die Totalmutation, der begrannte Speltoid, obwohl die ersteren drei im Vergleich mit dem letzteren nur äusserst selten vorkommen sollten. Ich kann mir deshalb vorläufig die Sache nur so vorstellen, dass die Teilmutationen als selbständige Mutationen, unabhängig von der Totalspeltoidmutation, entstehen.

Die sehr bemerkenswerte Theorie WINGE's gibt indessen Anstoss zu weiteren experimentellen Untersuchungen in dieser Richtung.

Obwohl ich hier nicht auf das Problem der Heterogamie eingehen werde, will ich jedoch die Gelegenheit benutzen hervorzuheben, dass der Erklärungsversuch, den ich in meiner Abhandlung 1921 gegeben habe, nicht nur durch LINDHARD's Versuche (1922), sondern auch durch meine eigenen fortgesetzten Untersuchungen sich als nicht richtig herausgestellt hat. Ich werde jedoch auf die Frage der Heterogamie in einer folgenden Abhandlung zuruckkommen.

ZITIERTE LITERATUR.

1 LINDHARD, E. 1922. Zur Genetik des Weizens. Eine Untersuchung über die Nachkommenschaft eines im Kolbenweizen aufgetretenen Speltoidmutanten. Hereditas, Bd III, S 1—90.

2. NILSSON-EHLE, H. 1917. Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen (I). Botaniska Notiser, S. 305—329.

3. — 1920. Multiple Allelomorphe und Komplexmutationen beim Weizen. (Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen II). Hereditas, Bd. I, S. 277—311.

4. — 1921. Über mutmassliche partielle Heterogamie bei den Speltoidmutationen des Weizens. (Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen III). Hereditas, Bd. II, S. 25—76.

5. WINGE, Ö. 1924. Zytologische Untersuchungen über Speltoide und andere mutantenähnliche Aberranten beim Weizen. Hereditas, Bd. V, S. 241—286.

KREUZUNGSSTUDIEN BEIM RAPS (BRASSICA NAPUS OLEIFERA)

I. BLÜTENFARBEN

VON *NILS SYLVÉN*
SVALÖF

(With a summary in English)

ANGABEN über die Variation der Blütenfarbe des Rapses sind in der Literatur relativ selten. Die einzige abweichende Farbenvarietät, die schon seit langem bekannt ist, ist eine blassgelbe bis weissliche (vergl. z. B. LUND und KIÆRSKOU 1884, S. 100; FRUWIRTH 1903, 1909 und 1922). Nach FRUWIRTH (1909, S. 164; 1922, S. 192) ist die gewöhnliche »gelbe Blütenfarbe gegenüber weisser dominierend». In einem Aufsatze »über Selbst- und Kreuzbefruchtung beim Raps» habe ich früher (SYLVÉN 1920, S. 235—236) etwas über sowohl rotgelbe wie blassgelbe Farbenvarietäten berichtet. Interessante Angaben über die Farbenverhältnisse bei Kreuzungen zwischen verschiedenen Typen von Kohlrüben sowie zwischen Kohlrübe und Raps finden wir bei HELWEG (1910, S. 569) und KAJANUS (1911—12, 1913). Aus den Untersuchungen der genannten Forscher geht hervor, dass bei der Kohlrübe zitronengelbe Blütenfarbe mit weisser Fleischfarbe und matt orangegelbe Blütenfarbe mit gelber Fleischfarbe korrelativ verbunden ist.

In dem Stammaterial von Raps, mit dem die Ölpflanzenzüchtung in Svalöf während des ersten Züchtungsjahres 1918—1919 arbeitete, tauchten hin und wieder zwei von dem normalen zitronengelben Typus bestimmt abweichenden Blütenfarben auf, und zwar ein mehr rotgelber und ein mehr blassgelber, oder in seiner extremsten Form beinahe gelbweisser Typus. Da es nicht nur für die theoretische, sondern auch für die rein praktische Züchtungsarbeit von Interesse sein konnte, die ungleichen Blütenfarbentypus genetisch näher zu studieren, führte ich schon im Sommer 1919 Kreuzungen zwischen den 3 Farbentypen aus. Da fast alle unsere gelbblühenden Cruziferen im grossen eine parallele Variation in bezug auf Blütenfarbe zu zeigen scheinen, dürften die erhaltenen Kreuzungsresultate eine Veröffentlichung wohl verdienen.

ZITRONENGELB × ROTGELB.

Von sämtlichen im Jahre 1919 blühenden, von einzelnen Individuen abstammenden Raps-*Linien* waren alle mit Ausnahme einer konstant zitronengelb. Die einzige hierin abweichende Linie zeigte eine Mischung von zitronengelbblühenden und rotgelbblühenden Individuen mit einer auf das Zahlenverhältnis 3 : 1 hindeutenden Individuenverteilung. Da im Jahre 1919 sämtliche Individuen von Samen nicht isolierter Mutterpflanzen herstammten, konnte das fragliche Zahlenverhältnis nicht genau festgestellt werden. Zur Erforschung desselben wurden jedoch unmittelbar sowohl Isolierungen von verschiedenen Farbentypen, als auch Kreuzungen zwischen denselben vorgenommen. Samen einer isolierten rotgelben Mutterpflanze gaben im Sommer 1920 konstante rotgelbe Nachkommenschaft. Samen einer isolierten zitronengelben Mutterpflanze zeigten eine Spaltung in 26 zitronengelbe und 13 rotgelbe Tochterindividuen. Kreuzungen zwischen den beiden Individuen gaben: bei Kreuzung Rotgelb ♀ × heterozygotisch Zitronengelb ♂ 10 rotgelbe und 9 zitronengelbe, bei reziproker Kreuzung 7 rotgelbe und 12 zitronengelbe. Alles wies also auf einfache Spaltung 3 : 1 bei Kreuzung Rotgelb × homozygotisch Zitronengelb hin. Bei fortgesetzter Prüfung gaben spaltende Linien der ursprünglichen zitronengelben Heterozygote in F_3 46 zitronengelbe : 11 rotgelbe (Summe Individuen von 3 spaltenden Linien) und in F_4 24 zitronengelbe : 10 rotgelbe (eine einzige geprüfte spaltende Linie). Von den zitronengelben Individuen aus der ursprünglichen Rückkreuzung Rotgelb ♀ × heterozygotisch Zitronengelb ♂ gaben 7 Individuen im ganzen 370 zitronengelbe : 141 rotgelbe Tochterindividuen. In der reziproken Kreuzung, heterozygotisch Zitronengelb × Rotgelb, gaben 10 zitronengelbe Individuen zusammen 431 zitronengelbe : 147 rotgelbe. Die rotgelben Individuen der beiden Kreuzungen gaben konstant rotgelbe Nachkommen.

Im Sommer 1919 hatten rotgelbe Pflanzen sich nicht nur in der oben genannten spaltenden Linie gezeigt, sondern einzelne waren auch in fast jeder der in diesem Jahre zu Versuchen für Individuenauswahl mitgenommenen *Populationen* aufgetreten. Sämtliche aus rotgelben Mutterpflanzen abstammenden Linien zeigten sich in den Versuchen 1919—1920 konstant rotgelb. Bei Kreuzung von Nr. 2/19—20 rotgelb × Nr. 3/19—20 homozygotisch zitronengelb erhielt man im Sommer 1921 eine zitronengelbe F_1 mit einem — besonders bei gewisser Beleuchtung hervortretenden — Stich ins Rotgelb; eine *absolute* Dominanz für Zitronengelb lag also hier nicht vor. Die reziproke Kreuzung gab voll-

ständig dieselbe F_1-Farbe. In F_2 erhielt man von den beiden Kreuzungen resp. 27 zitronengelbe : 11 rotgelbe und 49 zitronengelbe : 19 rotgelbe, ein Zahlenverhältnis, das ja ziemlich nahe mit gewöhnlicher 3 : 1-Spaltung übereinstimmt. — Bei Kreuzung Nr. 12/19—20 rotgelb × Nr. 3/19—20 homozygotisch zitronengelb erhielt man eine F_1 von derselben zitronengelben Farbe wie bei der vorhergehenden Kreuzung und in F_2 37 zitronengelbe : 11 rotgelbe, also, wenn möglich, ein auf typische 3 : 1-Spaltung noch unverkennbarer hindeutendes Zahlenverhältnis. Mehrere F_2- und F_3-Analysen von spontanen zitronengelben Einkreuzungen in Rotgelb unterstützten noch mehr dasselbe Spaltungsverhältnis.

Ausgeführte Kreuzungen zwischen verschiedenen rotgelben Linien weisen sämtlich auf nur einen vorkommenden rotgelben Faktor hin.

ZITRONENGELB × BLASSGELB.

In einigen, im Sommer 1919 in den Svalöfer-Versuchen blühenden Rapspopulationen traten einzelne Individuen mit blassgelber — beinahe gelbweisser Blütenfarbe auf. Samen von isolierten solchen blassgelben Individuen gaben im Sommer 1920 konstante blassgelbe Nachkommenschaft. Bei Kreuzung Blassgelb × homozygotisch Zitronengelb und reziprok wurde 1921 eine zitronengelbe F_1 mit einem — besonders bei gewisser Beleuchtung deutlich hervortretenden — Stich ins Blassgelb erhalten; absolute Dominanz für Zitronengelb lag also auch hier nicht vor. In F_2 erhielt man bei Kreuzung Blassgelb ♀ × Zitronengelb ♂ 24 zitronengelbe : 9 blassgelbe, und bei reziproker Kreuzung 37 zitronengelbe : 8 blassgelbe. Acht spaltende F_3-Linien derselben Kreuzung gaben zusammen 77 zitronengelbe : 23 blassgelbe. Bei Rückkreuzung mit Blassgelb gab die Heterozygote, Blassgelb × Zitronengelb (spontane Einkreuzung in Blassgelb!), 28 blassgelbe : 26 zitronengelbe und die reziproke Kreuzung [Blassgelb ♀ × (Blassgelb × Zitronengelb) ♂] 6 blassgelbe : 7 zitronengelbe. Die bei der letztgenannten Kreuzung angewandte Heterozygote (Blassgelb × Zitronengelb) gab in F_2 64 zitronengelbe : 15 blassgelbe. Andere spontane Einkreuzungen in Blassgelb haben in F_2 resp. 106 : 36, 61 : 19 und 17 : 7 zitronengelbe : blassgelbe gegeben. Zwei spaltende F_3-Linien einer der genannten Kreuzungen gaben zusammen 10 zitronengelbe : 3 blassgelbe. Sämtliche erhaltenen Spaltungszahlen weisen auch hier bestimmt auf einfache 3 : 1-Spaltung hin.

Für die blassgelbe Blütenfarbe scheint die Variationsweite bedeu-

tend grösser zu sein als für die rotgelbe. Eine Folge hiervon ist begreiflicherweise die gewesen, dass die Klassifikation bei den Kreuzungen zwischen Blassgelb und Zitronengelb schwerer geworden ist. Innerhalb der blassgelben Farbentypen hat die Blütenfarbe von beinahe Gelbweiss bis Blassgelb gegen Zitronengelb hin variiert, und es ist im letzteren Falle schwer gewesen, die Grenze gegen echt Zitronengelb zu ziehen. Bei der Isolierung von verschiedenen blassgelben Individuen hat es bisweilen ausgesehen, als ob wirklich verschiedene konstante blassgelbe Typen vorlägen. Eine nähere Analyse des Verhältnisses hat jedoch nicht geschehen können, da bei Kreuzung die Klassifikation der verschiedenen Farbentypen der spaltenden Linien auf unüberwindliche Schwierigkeiten gestossen ist.

ROTGELB × BLASSGELB.

Schon im Sommer 1919 wurde auch die dritte, für das Verständnis der Blütenfarbenkonstitution des Rapses notwendige Kreuzung, Rotgelb × Blassgelb, ausgeführt. Die bei der Kreuzung erhaltene F_1 zeigte zitronengelbe Blütenfarbe, eine mit der normalen, konstanten, zitronengelben so gut wie vollständig übereinstimmende Farbe. In F_2 trat eine, selbst für das geübte Auge schwer analysierbare Blütenfarbenspaltung auf. Ausser rotgelben, blassgelben und zitronengelben Individuen kamen Blütenfarbentypen vor, die einen mehr oder weniger auffallenden Übergang zwischen den vorher bekannten Typen zeigten. Besonders bemerkungswert war hierbei ein vorher in den Rapsversuchen unbekannter, blass rotgelber Farbentypus.

Von der 1919-er Kreuzung Rotgelb × Blassgelb wurden 1921 blühende F_2-Pflanzen von 5 F_1-Individuen erhalten. Das Analysieren der F_2-Blütenfarben blieb eine Schwierigkeit, über die man niemals ganz hinwegkommen konnte. Versuche mit Analysierung bei verschiedener Beleuchtung (verschiedenen Tageszeiten) wurden gemacht. Analysen wurden von verschiedenen Personen ausgeführt u. s. w. Eine sichere Klassifikation nach der Blütenfarbe war unmöglich. Die verschiedenen Analysen gaben so gut wie niemals vollständig übereinstimmende Resultate. So lange man bei Kreuzungen zwischen Zitronengelb einerseits und Rotgelb oder Blassgelb andererseits in F_2 nur mit zwei Blütenfarben zu tun hatte, war die Farbenklassifikation noch relativ einfach. Die heterozygotischen Farben haben dem eingeübten Auge hier in der Regel keine grösseren Schwierigkeiten verursacht. In der F_2-Generation der Kreuzung Rotgelb × Blassgelb traten Repräsentanten von so vielen

neuen Farbenkombinationen in den Parzellen intim gemischt mit einander auf, dass die Farbeneindrücke sich, selbst im Gehirn des auf diesem Gebiet geübtesten Farbenanalytikers, bald im Kreise herumdrehten. Das Vorkommen von neuen »blassgelben» Farbenkombinationen hatte zur Folge, dass es jetzt noch schwerer wurde, eine Grenze zwischen Blassgelb und Zitronengelb zu ziehen, als in der F_2 der Kreuzung zwischen diesen. Der neu auftretende blassrotgelbe Farbentypus trug das Seinige dazu bei, die Grenzen zwischen einerseits Rotgelb und andererseits teils Blassgelb und teils Zitronengelb zu vermischen. Die Folge davon war, dass in den meisten Fällen Blassgelb der Verlierende, Rotgelb und vor allem Zitronengelb die Gewinnenden wurden.

Nach den 1921 geführten Feldnotizen gaben die fünf damals blühenden F_2-Linien der Kreuzung Rotgelb × Blassgelb zusammen: 82 blassgelb : 150 rotgelb : 414 zitronengelb : 11 blassrotgelb.

Mit Rücksicht darauf, was vorher über die Klassifikationsschwierigkeiten gesagt worden ist, könnten die erhaltenen Summationszahlen auf eine bifaktorielle Spaltung 3 : 3 : 9 : 1 hindeuten. Berechnet pro 16 geben die Summationszahlen hier oben folgende Zahlenverhältnisse: 2,00 blassgelb : 3,65 rotgelb : 10,08 zitronengelb : 0,27 blassrotgelb; $D/M_k = \frac{1,00}{0,244} = 4,10$; $\frac{0,65}{0,244} = 2,66$; $\frac{1,08}{0,310} = 3,48$; $\frac{0,73}{0,151} = 0,48$, Zahlen, die trotz allem, angesichts der Klassifikationsmöglichkeiten, die angeführten bifaktoriellen Spaltungszahlen repräsentieren können.

Wenn wir annehmen, dass bei Kreuzung Rotgelb × Blassgelb bifaktorielle Spaltung nach oben angegebenen theoretischen Zahlenverhältnissen in F_2 stattfindet, können wir uns die verschiedenen Blütenfarben beim Raps folgendermassen genetisch bedingt denken. Zwei Blütenfarbenfaktoren *A* und *B* sind vorhanden, der erstere ein Rotfarbenfaktor, der letztere ein Gelbfarbenfaktor. *A* gibt allein für sich rotgelbe Farbe, *B* blassgelbe. Das Vorkommen beider gibt zitronengelbe Blütenfarbe, das Fehlen beider blassrotgelbe. Für die vier homozygotischen Farbentypen gelten also folgende genetische Bezeichnungen: *AAbb* = rotgelb, *aaBB* = blassgelb, *AABB* = zitronengelb, *aabb* = blassrotgelb.

Homozygotisch rotgelb, *AAbb*, gibt bei Kreuzung mit homozygotisch Zitronengelb, *AABB*, in F_2 1 *AAbb* : 2 *AABb* : 1 *AABB* oder, da die Heterozygote (*AABb*) der Farbe nach kaum von homozygotisch Zitronengelb *AABB* zu unterscheiden ist, 3 »Zitronengelb» : 1 Rotgelb,

dieselbe 3 : 1-Spaltung, die wir im vorhergehenden bei ähnlicher Kreuzung konstatieren konnten.

Homozygotisch Blassgelb, *aaBB*, gibt bei Kreuzung mit homozygotisch Zitronengelb, *AABB*, in F_2 1 *aaBB* : 2 *AaBB* : 1 *AABB* oder, da auch hier die Heterozygote (*AaBB*) unmöglich mit Sicherheit von homozygotisch Zitronengelb *AABB* zu trennen ist, 3 »Zitronengelb» : 1 Blassgelb, welche Spaltung wir ebenfalls im Vorhergehenden bestätigt erhalten haben.

Bei Kreuzung Rotgelb *AAbb* × Blassgelb *aaBB* erhält man in F_2

$$\underbrace{1 aaBB : 2\, aaBb}_{\text{(3 blassgelb)}} : \underbrace{1\, AAbb : 2\, Aabb}_{\text{(3 rotgelb)}} : \underbrace{1\, AABB : 2\, AABb : 2\, AaBB : 4\, AaBb}_{\text{(9 zitronengelb)}} :$$

$$: \underbrace{1\, aabb}_{\text{(1 blassrotgelb)}}$$

Dass die Heterozygote *AaBb* zitronengelb ist, haben schon die F_1-Individuen in hier vorliegender Kreuzung ergeben. Andere vorher nach der Blütenfarbe unbekannte Genenkombinationen sind *aaBb*, *Aabb* und die Totalrezessive: *aabb*. Bei Prüfung einer Mehrzahl von F_2-Individuen verschiedener Blütenfarbe in F_3 hat sich ergeben, dass von 10 geprüften F_3-Linien, aus als *blassgelb* markierten Mutterpflanzen, wenigstens 3 Linien in Blassgelb und Blassrotgelb spalteten, also der Kombination *aaBb* entsprachen, und dass alle die übrigen gleichfalls richtig markiert — blassgelb — gewesen sind. Fixierte Spaltungszahlen für *aaBb* liegen jedoch von den genannten F_3-Linien nicht vor.

Aus als *rotgelb* markierten Mutterpflanzen wurden 13 Linien in F_3 gezüchtet, und konnte bei 5 derselben eine Spaltung in Rotgelb und Blassrotgelb, die der Kombination *Aabb* entsprach, konstatiert werden. Von den übrigen 8 in F_3 geprüften rotgelben F_2-Pflanzen haben sich alle, ausser einer, als recht markierte rotgelbe erwiesen. Die einzige Pflanze, die hier unrichtig markiert worden war, spaltete in F_3 in alle Blütenfarben und demaskierte sich also als eine *AaBb*.

Von den in F_2 der Kreuzung Rotgelb × Blassgelb auftretenden Blütenfarben war die *blassrotgelbe* die beachtenswerteste. Hier traf man eine ganz neue Farbe, die in den anderen Blütenfarbenkreuzungen nie aufgetreten ist. Dies im Zusammenhang mit dem sparsamen Auftreten der neuen Farbe innerhalb der F_2-Linien liess es bald wahrscheinlich erscheinen, dass wir es in derselben mit der Totalrezessive des oben mitgeteilten Spaltungsschemas zu tun hatten. Die Schwierigkeiten, den neuen Farbentypus von den blassgelben und rotgelben Blütenfarbentypen einerseits und — noch viel mehr — von den heterozygotisch zitronengelben andererseits bestimmt abzugrenzen, hatten

jedoch zur Folge, dass die Markierung von blassrotgelben Individuen verspätet wurde. Meine Hoffnung, dass die Klassifikation leichter geschehen könnte, wenn die Pflanzen sich in einem fortgeschrittenerem Blütenstadium befänden, wurde zu Schanden, und schliesslich wurde eine Markierung nach der Blütenfarbe unmöglich. Innerhalb einiger F_2-Linien wurde doch verhältnismässig früh eine orientierende Markierung von blassrotgelben Pflanzen versucht. In F_3 konnten Samen von 8 isolierten, als »blassrotgelb» markierten F_2-Pflanzen ausgesät werden, und von diesen zeigten sich zwei konstant blassrotgelb; die übrigen waren fehlmarkiert. Die F_3-Prüfung zeigte also — was schon aus der vorhergehenden Darstellung hervorgegangen ist — dass homozygotisch blassrotgelbe Blütenfarbe vorkam, und wir hätten es hier also mit der Blütenfarbe der Totalrezessive zu tun — eine weder gelbe noch rote Blütenfarbe, sondern eine so gut wie nicht definierbare Mittelfarbe zwischen beiden. Das Auftreten von bei weiterer Prüfung konstanten blassrotgelben Individuen in der Nachkommenschaft sowohl heterozygotisch rotgelber, sowie heterozygotisch blassgelber F_2-Pflanzen war ein weiterer Beweis hierfür, sowie auch ein gutes Kriterium für die Richtigkeit der gemachten Annahmen für die Blütenfarbenkonstitution des Rapses überhaupt.

Auch von zitronengelben Blütenfarbentypen wurde eine recht grosse Anzahl F_2-Pflanzen zur Prüfung in F_3 ausgewählt. Aus Samen von isolierten »zitronengelben» Mutterpflanzen erhielt man 34 der Blütenfarbe nach ziemlich gut analysierbare F_3-Linien; von den Mutterpflanzen waren 33 recht und 1 fehlerhaft markiert, die letzte eine rotgelbe *Aabb*.

Eine wirklich umfassende F_3-Kontrolle wäre selbstverständlich der sicherste Weg gewesen, den man, um eventuelle Fehlklassifikationen in F_2 zu korrigieren, hätte einschlagen sollen. Das warme Frühjahr 1921 machte aber Markierung und Isolierung von F_2-Pflanzen in dem Masse, wie ursprünglich beabsichtigt war, unmöglich. Die intensive Wärme gerade während der Blütezeit des Rapses hatte nämlich eine höchst bedeutende Verkürzung der Blütezeit zur Folge. Dadurch wurde das für die F_3-Kontrolle bestimmte Material in hohem Grade begrenzt. Eine relativ späte Aussaat im Herbst 1922 und ein teilweise im Zusammenhang damit stehendes hochgradiges Auswintern machte das F_3-Material im Sommer 1923 unerwartet schwer analysierbar. Allzu wenige Pflanzen, sowohl in den spaltenden wie in den nicht spaltenden Linien, machten es oft unmöglich, mit Sicherheit die Konstitution der F_2-Mutterpflanze festzustellen.

Erwähnenswert ist, dass die F_3-Kontrolle auf keine durchgehendere Fehlmarkierung der F_2-Blütenfarben hinweist. Eigentlich hatte nur die blassrotgelbe Blütenfarbe einen Irrtum bei der Markierung veranlasst. Zu bemerken ist jedoch, dass — worauf schon vorher hingewiesen worden ist — die Markierung von F_2-Pflanzen allzu unvollständig war. Auf Grund des weit vorgeschrittenen Blütenstadiums konnten manchmal nur wenige Pflanzen markiert werden, und diejenigen, die zuletzt markiert wurden, waren allein die, welche am sichersten klassifiziert werden konnten.

Nur in wenigen Fällen waren die F_3-Linien so individuenreich, dass einige beleuchtende Spaltungszahlen von ihnen zu erhalten waren. 11 F_3-Linien zeigten sichere dihybride Spaltung mit folgenden summierten Spaltungszahlen:

	26 blassgelb	: 34 rotgelb	: 117 zitronengelb	: 9 blassrotgelb (S:e 186)
pro 16:	2,24 »	: 2,92 »	: 10,06 »	: 0,77 »
$D/M_k =$	$\frac{0,76}{0,457} = 1,66$;	$\frac{0,08}{0,457} = 0,18$;	$\frac{1,06}{0,582} = 1,82$;	$\frac{0,23}{0,284} = 0,81$

Von 22 den Spaltungszahlen nach bestimmbaren monohybrid spaltenden F_3-Linien waren 12 als *AABb*, 6 als *AaBB* und 4 als *Aabb* konstituiert. Die zusammengerechneten Spaltungszahlen waren für

AABb: 178 zitronengelb : 59 rotgelb (S:e 237)

pro 4: 3,004 » : 0,996 » ; $D/M_k = \frac{0,004}{0,112} = 0,04$

AaBB: 54 zitronengelb : 16 blassgelb (S:e 70)

pro 4: 3,086 » : 0,914 » ; $D/M_k = \frac{0,086}{0,207} = 0,42$

Aabb: 60 rotgelb : 20 blassrotgelb (S:e 80)

pro 4: 3 » : 1 » ; $D/M_k = 0$

Für die monohybrid spaltenden Linien sind die zusammengerechneten Spaltungszahlen ganz gut. Auch für die dihybrid spaltenden fangen sie jetzt an annehmbar zu werden. Die Ursache hierzu ist sicher in zwei Umständen zu suchen. Nach den im Jahre 1921 gemachten Erfahrungen war der Blick für die Unterscheidung von Blassgelb und Blassrotgelb in gewissem Masse geschärft worden; dazu kam, dass sämtliche spaltende Linien im Jahre 1922 mehr oder weniger individuenarm waren, weshalb der Farbeneindruck niemals so vermischt wurde wie in den individuenreichen F_2-Linien im Jahre 1921.

Für viele F_3-Linien konnte der Genotypus erst bei einem Vergleich zwischen »isolierten» und »nicht isolierten» Nachkommen festgestellt werden. Die Blütenfarbe der spontanen Einkreuzungen bei den »nicht

isolierten» Nachkommen wurde hierbei oft ausschlaggebend. Für einige schliesslich ist das Feststellen des Genotypus erst nach Kontrollanbau in F_4 geschehen.

Leider ist die Anzahl der F_3-Linien allzu klein gewesen, als dass sich daraus mit einiger Deutlichkeit die Verteilung der verschiedenen Genotypen in F_2 hätte ergeben können. Von 40 F_3-Linien, die von zitronengelben F_2-Pflanzen herstammten, wären nach dem dihybriden Spaltungsschema: 4,4 = *AABB*, 8,9 = *AABb*, 8,9 = *AaBB*, 17,7 = *AaBb*.

Dem ganzen nach zu urteilen verteilten sie sich so: 5 oder 6 (ev. 8) = *AABB*, 10 oder 12 = *AABb*, 5 oder 6 (ev. 8) = *AaBb*, 13 oder 15 (ev. 19) = *AaBb*.

Da die Verteilung aus ziemlich guten Gründen als 5 *AABb* : 10 *AABb* : 8 *AaBB* : 17 *AaBb* gedeutet werden kann, so kann jedoch auch diese als befriedigend angesehen werden. Die Verteilung von Homo- und Heterozygoten der resp. blassgelben und rotgelben Farbe in F_2 gestaltet sich nach der Kontrolle in F_3 demnach:

homozygotisch	Blassgelb:	*aaBB* = 2 oder 7	(erwartet	3,3)
heterozygotisch	» :	*aaBb* = 3 (ev. 8)	(»	6,7)
homozygotisch	Rotgelb :	*AAbb* = 1 oder 7	(»	4,3)
heterozygotisch	» :	*Aabb* = 6 (ev. 12)	(»	8,7)

Da mit grösster Wahrscheinlichkeit wenigstens einige von den 5 resp. 6 unsicheren — allzu individuenarmen — *aaBB* und *AAbb* als *aaBb* resp. *Aabb* anzusehen sind, kann auch hier die Verteilung als relativ befriedigend gelten.

Im Sommer 1919 wurde noch eine Kreuzung zur Beleuchtung der Spaltung bei *AaBb*-Nachkommen gemacht, nämlich eine Kreuzung (Rotgelb × Zitronengelb) ♀ × Blassgelb ♂. Sämtliche F_1-Individuen wurden, wie erwartet, ± zitronengelb. Bei Prüfung in F_2 spalteten von 12 F_1-Pflanzen 5 in Zitronengelb : Blassgelb, der Kombination *AaBB* entsprechend, und 7 spalteten in alle Blütenfarben, die Kombination *AaBb*, also eine recht so ideale F_1-Generation. Die 5 *AaBB*-Linien gaben zusammen: 236 zitronengelb : 72 blassgelb = 3,06 : 0,94; $D/m_k = \frac{0{,}06}{0{,}099} = 0{,}61$, ein mit der theoretischen Spaltungszahl 3 : 1 also nahe übereinstimmendes Zahlenverhältnis. Von *AaBb* gaben die 6 am besten analysierbaren F_2-Linien zusammen:

	101 blassgelb :	161 rotgelb :	595 zitronengelb :	5 blassrotgelb, S:e 862.
pro 16:	1,87 » :	2,99 » :	11,04 »	: 0,99 »
$D/M_k =$	$\frac{1{,}13}{0{,}213} = 5{,}31$;	$\frac{0{,}01}{0{,}218} = 0{,}05$;	$\frac{2{,}04}{0{,}270} = 7{,}56$;	$\frac{0{,}91}{0{,}132} = 6{,}89$

Der Verlust an Blassgelb und Blassrotgelb und der Überschuss an Zitronengelb halten sich hier *ungefähr* auf demselben Niveau, wie in der früher besprochenen direkten Kreuzung Rotgelb × Blassgelb.

Auch hier waren die F_3-Linien allzu klein und individuenarm, um aus ihnen vollständige Korrigierungswerte erhalten zu können. Im ganzen wurden im Jahre 1921—22 60 F_3-Linien, die ihren Ursprung von *AaBb*-F_1-Individuen herleiteten, angebaut. Von den F_2-Mutterpflanzen derselben waren 3 bestimmt fehlerhaft markiert — eine zitronengelbe (*AaBb* oder *AaBB*) war als blassgelb markiert worden, eine rotgelbe *Aabb* und eine zitronengelbe *AaBb* als blassrotgelb.

Im allgemeinen waren die F_3-Linien auch hier so individuenarm, dass einige vollständig erläuternden Spaltungszahlen von ihnen nicht zu erhalten waren. 10 F_3-Linien mit sicherer dihybrider Spaltung gaben folgende summierte Spaltungszahlen:

26 blassgelb : 23 rotgelb : 61 zitronengelb : 11 blassrotgelb, S:e 121

pro 16: 3,44 » : 3,04 » : 8,07 » : 1,45 »

$$D/M_k = \frac{0{,}44}{0{,}568} = 0{,}77; \quad \frac{0{,}04}{0{,}568} = 0{,}07; \quad \frac{0{,}93}{0{,}722} = 1{,}29; \quad \frac{0{,}45}{0{,}352} = 1{,}28,$$

dihybride Spaltungszahlen, die unerwartet gut mit den theoretisch erwarteten übereinstimmen. Von monohybrid spaltenden F_3-Linien gaben 22 St. ziemlich brauchbare Spaltungszahlen. Von diesen waren 15 als *AaBB*, 4 als *AABb* und 3 als *Aabb* konstituiert. Die summierten Spaltungszahlen waren:

AaBB: 197 zitronengelb : 64 blassgelb, S:e 261

pro 4: 3,019 » : 0,981 » ; $D/M_k = \frac{0{,}019}{0{,}107} = 0{,}18$

AABb: 25 » : 8 rotgelb, S:e 33

pro 4: 3,030 » : 0,970 » ; $D/M_k = \frac{0{,}030}{0{,}302} = 0{,}099$

Aabb: 38 rotgelb : 14 blassrotgelb, S:e 52

pro 4: 2,923 » : 1,077 » ; $D/M_k = \frac{0{,}077}{0{,}240} = 0{,}321$

Die Übereinstimmung mit den theoretischen Spaltungszahlen lässt ja hier nichts zu wünschen übrig.

SUMMARY.

The title of the paper is »Genetical studies in rape. I. Flower-colour». The inheritance of four different colours was investigated, viz. lemon-yellow, orange, pale yellow and pale orange. Since the heterozygotes were ± intermediate, great difficulties were met with in the classification of the individuals in F_2; these difficulties are discussed. Clear monohybrid segregation was obtained in the crosses lemon-yellow × orange and lemon-yellow × pale yellow, and in orange : pale orange respectively pale yellow : pale orange in F_3-families of the cross orange × pale yellow. The segregation in F_2 of this cross approached the dihybrid scheme, and the deviations probably are due to the difficulties in classification. The following genetical formulæ of the colours are given: *AABB*: lemon-yellow; *AAbb*: orange; *aaBB*: pale yellow; *aabb*: pale orange.

ZITIERTE LITERATUR.

1 FRUWIRTH, C. 1903 Beiträge zu den Grundlagen der Zuchtung einiger landwirtschaftlicher Kulturpflanzen (Raps und Rübsen). Naturwissensch. Zeitschr. f. Land- u Forstwirtsch. 1. Jahrgang.

2. — 1909. Die Zuchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. Bd. II 2. Aufl.

3. — 1922. Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzuchtung. Bd. II. 4. Aufl.

4. HELWEG, L. 1910. Kaalroens og Turnipsens Bastarder og de med disse nær beslægtede Kulturformer. Tidsskr. f. Landbrugets Planteavl. Bd. 17.

5 KAJANUS, B. 1911—12. Genetische Studien an *Brassica*. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre. Bd. VI.

6 — 1913. Über die Vererbungsweise gewisser Merkmale der *Beta*- und *Brassica*-Rüben. Zeitschr. f. Pflanzenzucht. Bd. 1.

7. LUND, S. og KIÆRSKOU, HJ. 1884. Havekaalens, Rybsens og Rapsens Kulturformer. Landbrugets Kulturplanter, Nr. 4.

8 SYLVÉN, N. 1920. Om själv- och korsbefruktning hos rapsen. Sveriges Utsädesförenings Tidskr.

IST DIE CHROMOSOMENKONJUGATION EINE CONDITIO SINE QUA NON FÜR DIE MENDELSPALTUNG?

VON *HARRY FEDERLEY*
HELSINGFORS, FINLAND

(Mit einer farbigen Tafel)

DIE Frage, ob eine normale Konjugation zwischen den in einem F_1-Individuum zusammengebrachten Chromosomen eine notwendige Bedingung für die Fertilität dieses Individuums und für die Spaltung in der F_2-Generation ist, habe ich schon früher (1923) in dieser Zeitschrift erörtert. Während der seitdem vergangenen Jahre habe ich fortwährend meine Aufmerksamkeit auf dieses Problem gerichtet gehabt, und es ist mir gelungen meine Untersuchungen über die Bastarde zwischen den beiden Schwärmern *Chœrocampa elpenor* L. und *Metopsilus* (*Chœrocampa*) *porcellus* L. zu ergänzen und zu erweitern. Ich sehe mich ausserdem gezwungen einige meiner in dem obigen Aufsatz mitgeteilten Angaben zu berichtigen.

In der genannten Abhandlung hatte ich ganz besonders die Frage erörtert, ob das für die Sphingidenraupen charakteristische Horn auf dem elften Körpersegment von mendelnden Faktoren abhängig ist, und ich sah mich genötigt die Frage damals offen zu lassen. Ich war sogar geneigt ganz gegen meine Erwartungen bei dem Anfang der Versuche die Frage eher verneinend als bejahend zu beantworten. Die wiederholten und erweiterten Untersuchungen erlauben mir heute eine weit sichrere Stellungsnahme zu dem aufgeworfenen Problem, ob Artmerkmale bei Speziesbastarden mit normaler Chromosomenkonjugation mendeln.

Infolge der Schwierigkeiten, mit denen die Anschaffung des Materials verknüpft war, und infolge des an und für sich begreiflichen Wunsches eine möglichst grosse Anzahl Individuen in den verschiedenen Kreuzungen zu erhalten, hatte ich in der Regel keine Raupen konserviert. Meine Beobachtungen wurden an lebenden, umherkriechenden Raupen gemacht. Exakte Messungen unter dem Mikroskop

waren also nicht ausführbar, und ein direkter Vergleich zwischen den verschiedenen Bastardraupen und den Raupen der reinen Elternarten war auch nicht möglich. So musste ich mich auf mein Augenmass und mein Gedächtnis verlassen, eine im allgemeinen wenig zu empfehlende Methode, die jedoch in diesem Falle durch die Verhältnisse erzwungen war. Als es mir sodann gelang im Sommer 1924 und 1925 etwas reichlicheres Material einiger Kreuzungen zu erhalten, konnte ich einen Teil der Raupen opfern und konservieren. Hierdurch wurde mir Gelegenheit geboten exakte Messungen der Hornlänge anzustellen, wobei es sich herausstellte, dass meine früheren Angaben einer Korrektur bedürfen

---

Die beiden Schwarmer *Ch. elpenor* und *M. porcellus* bieten ein in mancher Beziehung dankbares Material für die Ausfuhrung von Artkreuzungen Zunachst ist das eben besprochene *Horn* ein Charakter, der sich fur quantitative Untersuchungen ausgezeichnet eignet und wohl vollstandig unabhängig von der Umwelt ist, sodann unterscheiden sich alle Entwicklungsstadien der beiden Arten in bezug auf die *Grösse* sehr erheblich, und schliesslich ist die *Färbung und Zeichnung* der Imagines eine so verschiedene, dass sie auch einen dankbaren Gegenstand fur eine mendelistische Analyse bieten, obwohl eine solche wohl niemals ganz durchgefuhrt werden kann Ich werde hier zuerst das Horn behandeln, sodann die Puppe und ihr Gewicht als das dankbarste Stadium fur quantitative Untersuchungen einer Prufung unterwerfen und zuletzt, hauptsächlich mit Hinweis auf die Tafel, in grösster Kurze die Imaginalzeichnung beruhren.

Bevor ich zur Merkmalsanalyse übergehe werde ich mit einigen Worten die Kreuzungen und Ruckkreuzungen berühren.

Die Paarung *porc.* ♀ × *elp.* ♂ ist leicht zu erzielen, ergibt jedoch nur selten entwicklungsfähige Eier. Die Kopula pflegt sich nämlich nicht zu lösen, und eine auf künstlichem Wege herbeigeführte Trennung, bei welcher der Penis abgeschnitten wird, veranlasst zwar das Weibchen seine Eier abzulegen; diese entwickeln sich jedoch nicht. Wenn die Paarung dagegen glatt verläuft, so scheinen fast alle Eier Raupen zu ergeben, und diese entwickeln sich gut. Eine F_2-Generation kann trotzdem nur in ganz seltenen Fällen erhalten werden, denn die F_1-Weibchen schlüpfen alle im Spätsommer, wogegen die F_1-Männchen erst im nächsten Frühjahr erscheinen. Einzelne ♂-Puppen ergeben zwar schon im Herbst die Falter, jedoch immer viel später als

die ♀-Puppen, so dass eine Paarung nicht möglich ist. Es ist mir nicht gelungen ein zweites Mal eine F_2-Generation zu erzielen. (Vgl. FEDERLEY [1923]).

Die reziproke Paarung wird, wie es scheint, nicht so leicht eingegangen. Die Kopula löst sich wie in einer natürlichen Verbindung, aber die Eier sind trotzdem öfter unbefruchtet. Wenn die Eier Raupen ergeben, so ist nichtsdestoweniger die Aussicht, eine F_2-Generation zu erhalten völlig ausgeschlossen, denn die ♀-Puppen ergeben keine Imagines. Die Puppen sind gross und kräftig, scheinen sich jedoch nicht entwickeln zu können. So besitze ich aus dem Sommer 1924 drei solche Puppen, die sich anschicken das dritte Mal zu überwintern.

Es ist also nur möglich die Männchen der reziproken Bastarde für Rückkreuzungen zu benutzen, und diese gelingen in der Regel ausgezeichnet. Die Zuchten entwickeln sich besonders gut, wenn die Bastarde mit *elpenor*-Weibchen gekreuzt werden, weniger gut, wenn *porcellus* als Weibchen benutzt wird. Dieser Unterschied hat vermutlich nichts mit der genotypischen Konstitution der Bastarde zu tun, denn bei der von mir benutzten Zuchtmethode gedeihen die reinen *porcellus*-Raupen auch nicht. Es erscheint also selbstverständlich, dass die Rückkreuzungen mit *porcellus* auch schlecht gedeihen. Unter den Rückkreuzungen mit *elpenor*-♀ konnte eine gesteigerte Mortalität unter den ♀-Raupen festgestellt werden. Eine Anzahl der grössten ♀-Puppen überwintern zum zweiten Mal und werden vermutlich keine Falter ergeben. Die während des Sommers 1926 ausgeschlüpften Falter haben sich dagegen als vollständig fertil in beiden Geschlechtern erwiesen, und ich besitze schon hunderte von Faltern aus Paarungen zwischen Weibchen und Männchen dieser Rückkreuzungen. Diese Falter zeigen in noch schönerer Weise als die Rückkreuzungs-Individuen eine Aufspaltung der imaginalen Merkmale.

In zwei früheren Untersuchungen (1916, 1923) habe ich gezeigt, dass die Chromosomenkonjugation in beiden Geschlechtern der Kreuzung *porc.* ♀ × *elp.* ♂ vollständig normal verläuft und dass sowohl Samen- als Eizellen in jeder Beziehung normal entwickelt sind. Nur bei einem Weibchen konnte ich experimentell Fertilität feststellen. Dagegen habe ich, wie erwähnt, zahlreiche F_1-Männchen auf ihre Fertilität geprüft und meistens mit ausgezeichnetem Erfolg. Dass Fertilität und Chromosomenkonjugation bei diesem Art- oder Genusbastard — wie man ihn auffassen will, ist systematische Geschmacksache — Hand in Hand gehen, ist also durch zytologische und experimentelle Untersuchungen bewiesen. Es galt also noch den Beweis zu

erbringen, dass eine Spaltung auch stattfindet, und dies ist die Aufgabe dieser Mitteilung.

DIE LÄNGE DES HORNS.

Das Horn der *elpenor*-Raupe ist bei den soeben aus dem Ei ausgeschlüpften Tieren ganz besonders kräftig entwickelt, indem es mehr als die halbe Länge des Körpers erreicht. Wie aus der Tabelle 1 hervorgeht, in der die Hornlänge der *elpenor*-Raupe sowie verschiedener Bastardraupen in demselben Massstab angegeben ist (1 = 0,05 mm), misst das Horn von *elpenor* durchschnittlich 26,33, also 1,3 mm.

Die *porcellus*-Raupe besitzt dagegen auf dem Platze des Horns eine ganz unbedeutende warzenähnliche Erhöhung, die bei den neugeborenen Räupchen zuweilen garnicht zu entdecken ist. Nach der ersten und zweiten Häutung kommt sie jedoch immer infolge ihrer roten Farbe zum Vorschein. Die Höhe dieses Wärzchens ist kaum messbar. In der von mir benutzten Skala würde das Wärzchen bei weitem nicht den Wert 1 = 0,05 mm erreichen.

In meinem früheren Aufsatze hatte ich, mich dabei auf mein Gedächtnis verlassend, angegeben, dass die F_1-Individuen der Kreuzung *porc.* ♀ × *elp.* ♂ in bezug auf die Entwicklung des Horns *elpenor* näher kommen und also ein kräftig entwickeltes Horn besitzen. Wie die exakten Masse zeigen, erreicht das Horn jedoch kaum die halbe Länge des *elpenor*-Horns. Es ist nämlich im Durchschnitt nur 10,17. Da die aus den kleineren *porcellus*-Eiern ausgekrochenen F_1-Raupen weit kleiner als die *elpenor*-Raupen sind, so ist das Verhältnis zwischen Körper- und Hornlänge weniger verändert als die absolute Länge des Horns, was meine frühere Auffassung von der Ähnlichkeit der F_1-Raupe mit derjenigen von *elpenor* erklärt.

Die mittlere Länge des Horns des Bastards *elp.* ♀ × *porc.* ♂ beträgt 11,42.

Über exakte Masse der F_2-Raupen verfüge ich leider nicht. Dagegen liegen solche über drei verschiedene Rückkreuzungen vor.

Die Rückkreuzung des Bastard-♂:s *porc.* ♀ × *elp.* ♂ mit dem *porc.* ♀ ergibt Raupen, die nur eine konische Erhöhung auf dem elften Segment tragen. Nach meinen früheren Angaben sollte dieses Merkmal bloss eine ganz geringe Diversität aufweisen. Wie eine exakte Messung von 23 Raupen zeigt, ist die Höhe dieses Tuberkels 2—5, also 0,1—0,25 mm, und die mittlere Höhe 2,78. Es liegt also dennoch eine *beträchtliche Diversität* vor, worauf die Standardabweichung ± 0,78 und der Variationskoeffizient 24,46 auch deuten.

Die Rückkreuzung desselben Bastard-♂:s *porc.* ♀ × *elp.* ♂ mit einem *elp.* ♀ ergibt dagegen Raupen, die ein ansehnliches Horn besitzen. Hier ist die Durchschnittslänge 18,44, $\sigma = \pm 1{,}80$ und $v = 9{,}76$.

Ein ähnliches Resultat ergab die Messung von 27 Raupen der Rückkreuzung *elp.* ♀ × (*elp.* ♀ × *porc.* ♂) ♂. *M* war hier 18,72, $\sigma = \pm 2{,}06$ und $v = 11{,}31$.

Ein Vergleich der verschiedenen Kreuzungen miteinander zeigt, dass die Hornlänge der Bastarde etwa das Mittel zwischen denjenigen der Eltern hält. Die Hornlänge fällt also bei den Bastarden intermediär aus, ein an und für sich zu erwartendes Ergebnis. Kann nun aus der Tabelle 1 die Vererbungsweise in bezug auf das Horn herausgelesen werden, d. h. liegt bei diesen Artkreuzungen sogenannte konstant-intermediäre oder spaltende Vererbung vor? Im letzten Fall müssten wir mit dem Vorkommen von zahlreichen polymeren Faktoren rechnen, und eine deutlich gesteigerte Diversität in den Rückkreuzungen könnte uns einen gewissen Aufschluss geben. Kann eine solche gesteigerte Diversität an dem Material festgestellt werden?

Für eine variationsstatistische Bearbeitung muss das Material, das der Tabelle 1 zu Grunde gelegt ist, als ein sehr kleines bezeichnet werden. In Biometriker-Kreisen wird ja im allgemeinen eine Anzahl von 25 Individuen als ein Minimum für die Berechnung von σ und v angesehen. Wenn ich trotzdem diese Werte ausgerechnet habe, so geschah es, weil eine Komplettierung des Materials in der nächsten Zukunft kaum möglich ist, und die Standardabweichung sowie der Variationskoeffizient auch bei einem kleinen Material uns immerhin einen gewissen Einblick in die Vererbungsverhältnisse erlauben.

Vergleichen wir nun in erster Linie die erhaltenen Zahlen für v bei *elpenor* und den F_1-Individuen einerseits mit den entsprechenden Zahlen bei den drei Rückkreuzungen andererseits, so bemerken wir, dass v für *elpenor*, 7,29, den niedrigsten Wert hat und für die eine F_1-Zucht, 7,53, kaum viel höher steigt, wogegen die andere den hohen Wert 13,89 aufweist. Ich möchte diesem Wert keine allzu grosse Rolle zusprechen, sondern sehe hier das Spiel des Zufalls. Die betreffende Zucht bestand aus nur 12 Individuen, ist also die kleinste von allen. In allen Rückkreuzungen ist der Wert für v dagegen grösser als bei *elpenor* und steigt sogar in der Rückkreuzung mit *porcellus* auf 24,46. In der einen Rückkreuzung mit *elpenor* beträgt er 11,31 in der anderen dagegen nur 9,76. Aber in der letztgenannten Zucht haben wir wieder eine sehr geringe Individuenzahl. Die Verteilung der Individuen auf die verschiedene Grössenklassen in den beiden Rückkreuzungen mit

TABELLE 1.

Länge des Horns der neuausgeschlüpften Raupe. 1 = 0,05 mm.		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Z. 2533	*Chœrocampa elpenor*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Z. 868	*elpenor* ♀ × *porcellus* ♂	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	8	12	1	
Z. 793	*porcellus* ♀ × *elpenor* ♂	—	—	—	—	—	—	—	2	1	5	2	1	1	
Z. 739	*porcellus* ♀ × (*porc.* ♀ × *elp.* ♂) ♂	—	9	11	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	
Z. 2524	*elpenor* ♀ × (*porc.* ♀ × *elp.* ♂) ♂	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Z. 2520	*elpenor* ♀ × (*elp.* ♀ × *porc.* ♂) ♂	—	—	—	-	—	—	—	—	—	—	—	—	—	

elpenor spricht m. E. offenbar für eine erhöhte Diversität im Vergleich mit *elpenor* und den F_1-Zuchten.

Trotzdem das Material bei weitem nicht die Forderungen erfüllt, die man berechtigt wäre auf dasselbe zu stellen, so scheint es mir dennoch eine deutliche Sprache zu reden, und ich trage kein Bedenken *das elpenor-Horn als ein polymeres Merkmal zu bezeichnen, dessen Gene mit grösster Wahrscheinlichkeit den Mendelschen Gesetzen Folge leisten.*

DIE PUPPE.

Da die Raupen ausser dem eben behandelten Merkmal, dem Horn, nur noch die stark differierende Körpergrösse der beiden Arten als geeignetes Untersuchungsobjekt für genetische Zwecke darbieten, diese sich jedoch bei den Raupen nicht ohne grosse Schwierigkeiten bestimmen lässt, beschloss ich die Puppen zum Gegenstand einer genetischen Analyse der Körpergrösse zu machen. Es fiel mir sofort auf, dass die Grössendifferenzen der Puppen erstaunlich gross waren und dass die Färbung der Puppen auch bedeutende Verschiedenheiten aufwies.

Aber auch bei den Puppen ist eine exakte Bestimmung der Körpergrösse keine leichte Aufgabe, denn einige Individuen haben einen stark gestreckten Hinterkörper, während andere wiederum in einander geschobene Hinterleibsegmente aufweisen. Das Längenmass kann also kaum als ein anwendbares Merkmal bezeichnet werden. Die Bestimmung des Gewichts scheint sichrere Garantien für exakte Resultate zu bieten. Nichtsdestoweniger stossen wir auch bei der Ausführung einer Gewichtsanalyse auf gewisse Schwierigkeiten, denn das Gewicht der Puppe ist nicht konstant, sondern nimmt bekanntlich im grossen und ganzen mit dem zunehmenden Alter der Puppe ab. Da die Gewichtsab-

TABELLE 1.

15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	N	M	σ	v
—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	2	2	5	11	4	3	30	26,33	± 1,92	7,29
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	24	11,42	± 0,86	7,53
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12	10,17	± 1,40	13,80
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	23	2,78	± 0,78	24,46
—	—	2	4	2	5	1	1	—	1	—	—	—	—	—	—	16	18,44	± 1,80	9,76
—	1	5	7	4	2	3	2	3	—	—	—	—	—	—	—	27	18,22	± 2,06	11,31

nahme der Puppe jedoch keine sehr bedeutende ist, entschloss ich mich einfach alle Puppen einer Zucht an demselben Tage zu wiegen und die Gewichtsbestimmung überhaupt so schnell wie möglich auszuführen.

Das zur Anwendung gekommene Puppenmaterial erfordert noch einige erläuternde Worte.

Da meine eigenen *porcellus*-Zuchten infolge von Verdauungskrankheiten zu Grunde gingen und nur zwei Puppen lieferten, sah ich mich gezwungen aus Deutschland *porcellus*-Material zu importieren und an demselben das Körpergewicht zu bestimmen. Dieses Material ist in der Umgegend von Magdeburg eingesammelt, stellt also eine Population dar.

Die *elpenor*-Zucht 2533 ist eine Kreuzung zwischen einem als Puppe aus Deutschland importierten Weibchen und einem in Finland, Kirchspiel Kalvola, angeflogenen Männchen. Zum Vergleich sind noch einige Puppen herangezogen, die aus im Freien in dem genannten Kirchspiel eingesammelten erwachsenen Raupen stammen.

Dass die Körpergrösse oder das Körpergewicht ein Merkmal ist, das von exogenen Faktoren stark beeinflusst wird, brauche ich wohl kaum zu betonen. Soweit möglich habe ich das Milieu der verschiedenen Zuchten gleichartig gestaltet, was jedoch nur innerhalb gewissen ziemlich weiten Grenzen möglich ist. Da trotz aller Sorgfalt Verdauungskrankheiten in einigen Zuchten auftraten, und die Raupen dieser Zuchten teils der Krankheit zum Opfer fielen, teils in ihrer normalen Entwicklung stark gestört wurden, müssen einige Puppen unzweifelhaft als zu klein bezeichnet werden.

Wir sind jetzt bereit die Resultate der Gewichtsanalyse näher zu betrachten, wobei wir uns der Tabelle 2 bedienen. Trotz der verhältnismässig geringen Individuenzahl der einzelnen Zuchten, schien es mir auch hier der Mühe wert die individuenreicheren Familien variations-

TABELLE 2.

	Puppengewicht in Dezigramm		7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Z. 2533	*Chærocampa elpenor*	♀	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	(1)	—
Kalvola	» »	♀	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Magdeburg	*Metopsilus porcellus*	♀	—	—	1	5	15	3	1	—	—	—	—	—	—	—
Kalvola	» »	♀	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
Z. 868	*elpenor* ♀ × *porcellus* ♂	♀	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Z. 2517	*porcellus* ♀ × (*porc.* ♀ × *elp.* ♂) ♂	♀	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
Z. 2521	*elpenor* ♀ × (*porc.* ♀ × *elp.* ♂) ♂	♀	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	2
Z. 2522	» » »	♀	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Z. 2523	» » »	♀	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	3	—	1	2
Z. 2524	» » »	♀	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	1	1	—	—
Z. 2529	» » »	♀	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	2	—	1
		Σ	—	—	—	1	—	1	1	1	1	1	4	3	1	6
Z. 2520	*elpenor* ♀ × (*elp.* ♀ × *porc.* ♂) ♂	♀	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—
Z. 2533	*Chærocampa elpenor*	♂	—	—	—	—	—	—	—	(2)	—	—	—	—	—	—
Kalvola	» »	♂	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Magdeburg	*Metopsilus porcellus*	♂	—	—	3	20	8	4	—	—	—	—	—	—	—	—
Kalvola	» »	♂	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Z. 2521	*elpenor* ♂ × (*porc.* ♀ × *elp.* ♂) ♂	♂	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1	2
Z. 2522	» » »	♂	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Z. 2523	» » »	♂	—	—	—	—	—	—	—	1	1	3	1	2	—	1
Z. 2524	» » »	♂	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	1	—	1	3
Z. 2529	» » »	♂	—	—	—	—	—	1	1	—	1	1	1	2	7	4
		Σ	—	—	—	—	1	1	1	1	2	5	3	6	9	10
Z. 2520	*elpenor* ♀ × (*elp.* ♀ × *porc.* ♂) ♂	♂	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	1	1	—	—

statistisch zu behandeln um die Standardabweichung und den Variationskoeffizient für die reinen Arten mit denjenigen für die Rückkreuzungen vergleichen zu können. Schon ein flüchtiger Blick auf die Tabelle überzeugt uns zwar davon, dass wir hier einen Parallelfall haben zu den bei Hühnern (PUNNETT and BAILEY 1914), Kaninchen (PUNNETT and BAILEY 1918, CASTLE 1922, KOPEĆ 1924) und zahlreichen Pflanzen (EAST 1916, TSCHERMAK 1922, SIRKS 1925 u. A.) erhaltenen Ergebnissen bei Kreuzungen verschieden grosser Rassen, nämlich eine stark gesteigerte Diversität in der F_2-Generation resp. der $P_1 \times F_1$-Generation.

Da die Grössendifferenz zwischen den Weibchen und Männchen eine recht erhebliche ist, wurden die Geschlechter getrennt behandelt. Wir fangen mit den Weibchen an.

TABELLE 2.

21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	N	M	σ	v
—	—	—	1	1	—	3	1	4	5	1	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	19	28,11	± 2,34	8,32
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25	9,92	± 0,80	8,06
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
—	—	—	—	—	—	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
—	1	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	—	—	—
—	—	—	1	1	—	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	—
1	—	3	—	2	—	—	1	—	—	1	—	—	1	2	1	—	—	—	—	—	—	19	23,26	± 6,93	29,36
2	—	3	1	—	3	1	1	—	—	1	—	—	3	—	1	—	1	—	1	—	1	23	26,00	± 7,76	29,85
2	1	1	1	1	4	—	3	1	2	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	21	23,67	± 4,26	18,00
5	2	7	8	4	7	2	6	2	2	2	1	1	4	2	2	—	1	—	1	—	1	75	23,93	± 6,57	27,46
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—
—	1	1	2	2	7	4	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	19	24,74	± 1,62	6,59
—	—	—	—	—	1	1	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	35	9,37	± 0,80	8,55
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—
—	—	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	—	—	—
4	—	—	1	—	—	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	—	—	—
—	3	4	1	2	5	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	26	20,77	± 3,87	18,63
2	2	1	7	5	2	—	2	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	31	22,29	± 4,42	19,83
4	4	4	4	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	36	19,44	± 3,14	16,25
10	9	11	14	7	8	4	4	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	109	20,83	± 3,86	18,53
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	—	—	—

Die *elpenor*-Puppen fallen in die Grössenklassen 18—19 bis 34—35 Dezigramm. Wenn wir jedoch die kleinste Puppe, die krank war und bald starb, nicht berücksichtigen, so können wir mit den Grenzwerten 23—35 rechnen. *M* ist 28,11, $\sigma \pm$ 2,34 und v 8,32.

Das *porcellus*-Material ist sehr einheitlich und zeigt eine äusserst geringe Variationsweite, die die Klassen von 8—9 bis 12—13 umfasst. Die Verteilung der Varianten ist auch eine fast symmetrische. Die einzige aus einer Freilandraupe stammende Puppe gehört der nächstfolgenden Grössenklasse 13—14 an. *M* ist 9,92, $\sigma \pm$ 0,80 und v 8,06.

Die Kurven der beiden Arten sind also nicht transgredierend, und es wäre von grossem Interesse gewesen die Kurve der F_1-Individuen kennen zu lernen. Leider war dies nicht möglich, da der Gedanke die Körpergrösse zu untersuchen bei mir erst durch die auffallende Diver-

sität der Rückkreuzungspuppen geweckt wurde, als mir keine F_1-Puppen mehr zur Verfügung standen. Da ich die Raupen der Kreuzung *porc.* ♀ × *elp.* ♂ jedoch mehrmals gezüchtet habe, kann ich hier erwähnen, dass die Puppengrösse eine intermediäre ist, und dass sie nur zwischen ganz engen Grenzen zu variieren scheint. Auffallend ist, dass die ♀-Puppen immer kleiner als die ♂-Puppen sind.

Von der reziproken Kreuzung *elp* ♀ × *porc.* ♂ hatte ich noch Gelegenheit 4 ♀-Puppen zu wiegen, die sich zwar schon vor einem Jahr verpuppt hatten. Diese kommen den reinen *elpenor*-Puppen sehr nahe und fallen in die Gewichtsklassen 26—28. Die einzige ♂-Puppe, die ich gezogen habe, war in bezug auf Grösse den Puppen der reziproken Kreuzung ganz ähnlich. Die sehr verschiedene Grösse der ♀-Puppen der reziproken Kreuzungen und die vollständige Übereinstimmung der Grösse der ♂-Puppen muss wohl auf die Wirkung des *Y*-Chromosoms zurückgefuhrt werden. Die reziproken Männchen besitzen eine vollständig identische Chromosomengarnitur und haben beide ein *X*-Chromosom sowohl von *porcellus* als von *elpenor*, wogegen die F_1-Weibchen das *Y*-Chromosom der als Mutter benutzten Art und das *X*-Chromosom der Vaterart erhalten. Es ist durchaus keine Seltenheit, dass bei Lepidopteren die reziproken Artbastarde von weiblichem Geschlecht auffallende Unterschiede aufweisen, wogegen die Männchen einander ganz ähnlich sind. (Vgl. FEDERLEY 1922). Offenbar haben wir es in diesen Fallen mit einer sog. Criss-Cross-Vererbung zu tun.

Unter den Ruckkreuzungen liegt nur eine einzige Puppe aus der Verbindung *porc.* ♀ × (*porc.* ♀ × *elp.* ♂) ♂ vor. Sie zeigt intermediäre Grösse

Die Puppen der Rückkreuzung *elp.* ♀ × (*porc.* ♀ × *elp.* ♂) ♂ sind dagegen so zahlreich, dass sie uns ein gutes Bild von der Verteilung der Individuen auf die verschiedenen Grössenklassen schenken. Gemeinsam für alle fünf Zuchten ist eine Variationsbreite, die diejenige der Elternarten weit übertrifft. Fassen wir alle Zuchten zusammen, so umspannen die Puppen die Grössenklassen 9—10 bis 41—42. Innerhalb der von *porcellus* eingenommenen Klassen fallen zwar nur vier Individuen; von diesen gehört jedoch eines in die nächstkleinste Klasse. Eine weit grössere Anzahl fällt innerhalb der *elpenor*-Klassen, was an und für sich natürlich ist, da die Rückkreuzung mit *elpenor* ausgeführt war. Überraschend ist dagegen, dass nicht weniger als 11 Puppen die grösste Plusvariante der *elpenor*-Zucht 2533 überragen, und 5 Puppen sogar das riesengrosse Exemplar aus einer Freilandraupe übertreffen. Während die *elpenor*-Zucht mit Ausnahme der kleinen kranken Puppe

10 Klassen und die *porcellus*-Population nur 5 Klassen umfasst, verteilen sich die Puppen der Rückkreuzung auf 33 Klassen.

Die Standardabweichung und der Variationskoeffizient geben uns auch Bescheid über die weit grössere Diversität der Rückkreuzungspuppen. Sie betragen für die reinen Arten, für *elpenor* $\pm$ 2,31 und 8,32, für *porcellus* $\pm$ 0,80 und 8,06. In den Rückkreuzungsgenerationen finden wir dagegen folgende Zahlen $\pm$ 6,93 und 29,36, $\pm$ 7,76 und 29,85, $\pm$ 4,26 und 18,00. Für alle fünf Zuchten zusammen ist $\sigma \pm$ 6,57 und v 27,46.

Unter den Raupen der Rückkreuzung *elp.* ♀ × (*elp.* ♀ × *porc.* ♂) ♂ wüteten leider so schwere Krankheiten, dass nur 2 ♀-Puppen erhalten wurden. Sie waren beide klein, ob infolge genotypischer Konstitution oder infolge der Einwirkung exogener Faktoren war nicht möglich zu entscheiden.

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei den ♂-Puppen, nur mit dem Unterschied dass eine Verschiebung nach links stattgefunden hat, und die Streuung eine weit geringere ist.

In der *elpenor*-Zucht finden wir wieder zwei ganz kleine Puppen, die jedoch krank waren und deshalb bei der Berechnung von M, σ und v auch hier weggelassen wurden. Abgesehen von diesen kranken Puppen verteilen sich die übrigen auf die Klassen 21—22 bis 27—28. Von den vier aus im Freien gefundenen Raupen erhaltenen Puppen gehören zwei zu bedeutend grösseren Klassen.

Die *porcellus*-Puppen nehmen nur 4 Klassen ein, nämlich 8—9 bis 11—12. Von den zwei von mir gezüchteten kränklichen Tieren ist eines kleiner.

Die Puppen aus der Rückkreuzung *elp.* ♀ × (*porc.* ♀ × *elp.* ♂) ♂ sind über 20 Klassen verteilt. Die beiden kleinsten *porc.*-Klassen haben keinen Vertreter, wogegen die grössten *elp.*-Klassen zahlreich repräsentiert sind. 3 Puppen gehören sogar noch grösseren Klassen an als die Plusvarianten der Z. 2533. Dagegen wird die grösste Freilandpuppe nicht wie unter den Weibchen übertroffen.

Von den vier Puppen der Z. 2520 ist wenig zu sagen; auch sie waren klein und starben mit Ausnahme einer einzigen im Laufe des Winters. Die Standardabweichung und der Variationskoeffizient sind für fast alle ♂-Puppen geringer als für die ♀-Puppen. Bei *porcellus* finden wir denselben Wert für $\sigma \pm$ 0,80; v ist 8,55. Bei *elpenor* ist die Zahl für $\sigma \pm$ 1,62 und für v 6,59. Bei den Rückkreuzungspuppen liegt der Wert für σ zwischen $\pm$ 3,14 und $\pm$ 4,42 und beträgt bei allen Puppen zusammen $\pm$ 3,86. Der niedrigste Wert für v ist hier 16,25, der höchste 19,83; für alle fünf Zuchten steigt er auf 18,53.

Die obige Analyse der Grössenverhältnisse der Puppen der reinen Arten und der Rückkreuzungen ist auch in mancher Beziehung mangelhaft. Sie scheint mir jedoch klar zu beweisen, *dass die Grösse der Arten elpenor und porcellus von einer Anzahl Erbfaktoren bedingt ist, dass diese Faktoren eine mendelnde Vererbung aufweisen und in der Rückkreuzung elp.* ♀ × *(porc.* ♀ × *elp.* ♂) ♂ *verschiedenartig kombiniert werden und demzufolge ebenso kleine Tiere wie porcellus und weit grössere als elpenor sowie zu allen zwischenliegenden Grössenstufen gehörende Tiere hervorrufen.*

Aber nicht nur die Grösse der Puppe ist von mendelnden Faktoren abhängig, auch *die Färbung der Puppe wird offenbar durch spaltende Genenpaare bedingt.* Die *elpenor*-Puppe ist dunkel braunschwarz mit hellerer brauner Marmorierung, die jedoch so spärlich ist, dass die Puppe einen sehr dunklen Eindruck macht. Die *porcellus*-Puppe dagegen ist heller, von einer schmutzig graubraunen Farbe Die F_1-Puppen sind intermediär und alle untereinander sehr ähnlich Unter den Puppen der Rückkreuzung *elp.* ♀ × (*porc.* ♀ × *elp.* ♂) ♂ kommen Individuen vor, die ebenso dunkel wie die *elpenor*-Puppen sind und solche, die den *porcellus*-Puppen in der Färbung täuschend ähnlich sind, und dazu gibt es noch alle Abstufungen zwischen den beiden Eltern-Typen. Daneben findet man jedoch auch ganz helle braungelbe Puppen, die man fast sand- oder lehmfarbig nennen könnte, die gar kein schwarzes Pigment besitzen, und deren leere Puppenschalen demzufolge halbdurchsichtig sind

DIE FALTER.

Die Falter der beiden Arten sind sehr verschieden Der begrenzte Raum erlaubt mir keine Beschreibung der Zeichnung zu geben. Ich verweise auf die Tafel I, die uns eine gute Vorstellung von den Unterschieden der Arten gibt Fig 1 stellt ein *porcellus* ♀ dar, Fig 2 ein *elpenor* ♂.

Die Bastarde *porc.* ♀ × *elp* ♂ sind in den beiden Geschlechtern sehr verschieden. Das kleinere ♀ Fig. 3 hat eine unklare, fast unbestimmbare Farbe, die grün-grau-braun genannt werden könnte, wogegen das grössere ♂ Fig. 4 überwiegend rein grüne und rote Töne hat.

Unter den 12 abgebildeten Imagines der Rückkreuzung *elp* ♀ × (*porc.* ♀ × *elp.* ♂) ♂ (Fig. 5—Fig. 16) finden wir eine Menge Kombinationen der Färbungs- und Zeichnungselemente der beiden Elternarten. Neben solchen, die *elpenor* sehr nahe stehen, entdecken wir

andere, die Ähnlichkeit mit den F_1-Individuen zeigen oder einzelne *porcellus*-Merkmale aufweisen. Dies gilt nicht nur von den beiden Flügeln sondern auch von dem Körper. Auch die Grösse ist sehr verschieden. Es ist überhaupt nicht möglich unter den hundert Individuen, die ich gezüchtet habe, zwei vollständig identische zu finden. Ein klarerer und unzweideutigerer Beweis für eine Spaltung kann nicht verlangt werden.

Eine detailliertere Analyse der Merkmale der Elternarten und der verschiedenen Kombinationen dieser Merkmale bei den Imagines der hier behandelten Rückkreuzung wird nach einiger Zeit in den »Acta Zoologica Fennica» veröffentlicht werden, wo gleichzeitig auch andere Rückkreuzungen und Mischlinge eine eingehendere Behandlung finden werden.

ZUSAMMENFASSUNG.

Bei dem Speziesbastard *Metopsilus* (*Chærocampa*) *porcellus* ♀ × *Chærocampa elpenor* ♂ konjugieren die artfremden Chromosomen sowohl in der Spermato- als in der Oogenese vollkommen normal, und die gebildeten Gameten sind vollständig funktionsfähig.

In der reziproken Kreuzung ist das Männchen normal und fertil, wogegen das Weibchen sich nicht über das Puppenstadium entwickelt.

Infolge gewisser ungünstiger ökologischer Verhältnisse kann eine F_2-Generation nur in ganz seltenen Ausnahmefällen erhalten werden. Dagegen lassen sich die reziproken Männchen leicht mit den Weibchen der Elternarten kreuzen.

Die Analyse der Rückkreuzung *elp.* ♀ × (*porc.* ♀ × *elp.* ♂) ♂ ergab, dass das Horn auf dem elften Körpersegment der Raupe, die Grösse und Färbung der Puppe sowie die Zeichnung und Färbung des Falters von zahlreichen Erbfaktoren bedingt sind und dass diese mendeln und durch Neukombinationen zahlreiche neue Biotypen hervorrufen.

Bei diesem Artbastard sind also Chromosomenkonjugation, Fertilität und Mendelspaltung vereinigt, und damit ist der positive Beweis dafür erbracht, dass Speziesbastarde auch bei den Lepidopteren mendeln, was neuerdings (Meisenheimer 1923 und 1924) *geleugnet worden ist. Wenn Lepidopterenartbastarde nicht mendeln, so hängt dies mit Störungen in der Chromosomenkonjugation und hierdurch verursachter partieller gametischer oder zygotischer Sterilität zusammen.*

Der »Societas pro Fauna et Flora Fennica» in Helsingfors, welche die mit der Anfertigung der farbigen Tafel vereinigten bedeutenden Kosten getragen hat, bin ich zu grossem Dank verpflichtet.

TAFELERKLÄRUNG.

(Tafel I.)

Fig. 1. *Metopsilus porcellus* L. ♀.
» 2. *Chærocampa elpenor* L. ♂.
» 3. *Met. porcellus* ♀ × *Ch. elpenor* ♂, F_1 ♀.
» 4. » » × » » F_1 ♂.
» 5—16. *Ch. elpenor* ♀ × (*Met. porcellus* ♀ × *Ch. elpenor* ♂) ♂, rechts ♂, links ♀.

Die Falter sind in natürlicher Grösse abgebildet.

ZITIERTE LITERATUR.

1. Castle, W. E. 1922. Genetic Studies of Rabbits and Rats. Carn. Inst. Publ. N:o 320, 55 p. 2 pl.
2. East, E. M. 1916. Studies on Size Inheritance in *Nicotiana* Genetics 1, p. 164—176.
3. Federley, H. 1916. Chromosomenstudien an Mischlingen. III. Die Spermatogenese des Bastards *Chærocampa porcellus* ♀ × *elpenor* ♂. Öfversigt af Finska Vetenskaps-Societetens Förhandl. 58, A, N:o 12. 17 p.
4. — 1922. Über einen Fall von Criss-Cross-Vererbung bei einer Artkreuzung. Hereditas III, p. 125—146.
5. — 1923. Bilden Chromosomenkonjugation, Mendelspaltung und Fertilität bei Speziesbastarden einen Dreibund? Hereditas IV, p. 161—170.
6. Kopeć, St. 1924. Studies on the Inheritance of the Weight of New-Born Rabbits. Journal of Genetics 14, p. 241—263.
7. Meisenheimer, J. 1923. Die Vererbungslehre in gemeinverständlicher Darstellung ihres Inhalts. Gustav Fischer, Jena, 137 S.
8. — 1924. Die Vererbung von Art- und Geschlechtsmerkmalen bei *Biston*-Artkreuzungen. Zool. Jhrb., Abt. f. allg. Zool. und Phys. d. Tiere, Bd. 41, S. 1—90.
9. Punnett, R. C. and Bailey, P. G. 1914. On Inheritance of Weight in Poultry Journal of Genetics 4, p. 23—39.
10. — 1918. Genetic Studies in Rabbits. I. On the Inheritance of Weight. Ibid. 8, p. 1—25.
11. Sirks, M. J. 1925. The Inheritance of Seed-weight in the Gardenbean I. Genetica 7, 119—169.
12. Tschermak, E. 1922. Über die Vererbung des Samengewichtes bei Bastardierung verschiedener Rassen von *Phaseolus vulgaris*. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vbgslehre 28, S. 23—52.

DIE REDIVIVE MORPHOLOGIE IN DER GENETIK

VON *NILS HERIBERT-NILSSON*
LANDSKRONA, SCHWEDEN

MIT dem Erscheinen der induktiv und theoretisch so überaus klärenden Untersuchungen von JOHANNSEN über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien im Jahre 1903 wurde ein wichtiger Grundstein der neuen Biologie gelegt. Zusammen mit dem auferstandenen Mendelismus bezeichnen nämlich diese Untersuchungen das Begründen der Lehre von den konstanten Proportionen in der Biologie. Von MENDEL war ja schon der kreuzungsanalytische Beweis hierfür erbracht. Mit den Untersuchungen JOHANNSEN'S wurde aber die souveräne Integrität der Erblichkeitssubstanz im Verhältnis zu dem Soma und zu dem äusseren Milieu experimentell bewiesen, was das grosse Missverständnis der Regression von GALTON aufklärte und den Todesstoss der fliessenden Variabilität und damit des Lamarckismus bezeichnete. Durch JOHANNSEN, BAUR und BATESON wurde die Kritik der Lehre von den erworbenen Eigenschaften mit grösster Schärfe weitergeführt mit dem Resultat, das jedenfalls die jüngeren Erblichkeitsforscher es augenblicklich als selbstverständlich ansehen, dass die Gene konstant sind. Morphologische Veränderungen, sei es durch Verstümmelung, durch Übung oder durch äussere Einflüsse betrachtet man, soweit sie die äussere Morphologie des Organismus betreffen, ganz natürlich als nicht erbliche Modifikationen. Fast mit einem Lächeln liest man nun von dem WEISMANNschen Experiment an Mäusen, wo die Schwänze der Tiere während 22 aufeinander folgender Generationen abgeschnitten wurden, weil er zeigen wollte und brauchte, dass Verstümmelungen nicht erblich sind.

Es ist deshalb ganz erstaunlich, wie leicht und wie schnell eine neue morphologische Betrachtungsweise der Variabilität durch eine Hintertür unbemerkt hereingeschlichen ist als die alte durch die Haupttür hinausgetrieben worden war. Das Zurückkehren findet aber in der Form einer inneren Morphologie statt, nämlich die der Zytologie, und hierin liegt die Erklärung des Erfolges. Denn es ist nicht mehr das Soma, das verändert werden würde, sondern nur die morpholo-

gischen Konstituenten der Erblichkeitssubstanz der Zelle. Es ist nur ein veränderter Teilungsmodus der schon vorhandenen und unveränderten Konstituenten erforderlich; dieser hat die grössten Konsequenzen in bezug auf die erbliche Konstitution der resultierenden Geschlechtszellen und also in bezug auf die Nachkommenschaft.

Man nimmt also allgemein mit SUTTON, BOVERI, GATES und MORGAN an, dass die Chromosomen die Träger der Gene sind, und weiter, dass die Spaltung der Eigenschaften nur eine Verteilung der qualitativ differenten Chromosomen (oder Chromosomenstückchen bei dem Überkreuzen) an die beiden Tochterzellen ist. So weit kann ich der zytologischen Auffassung als konsequent und sogar als nicht unwahrscheinlich beistimmen, wenn sie auch grob morphologisch ist. Als man aber weiter hieraus schloss, dass *also* durch Unregelmässigkeiten bei den meiotischen Teilungen eine veränderte Chromosomenzahl oder eine veränderte Zusammensetzung der Chromosomengruppen einen neuen Genotypus (Varietät) verursachen kann, so hat man offenbar einen schroffen Fehlschluss gemacht. Denn daraus, dass die normale Verteilung der Chromosomen die Spaltung verursacht, kann man natürlich nicht schliessen, dass man, falls dieser Apparat nicht fungiert, neue, erblich veränderte und funktionsmässige Geschlechtszellen erhält, die zum Ausgangspunkt ebenfalls lebensfähiger Organismen werden, die neue Varietäten bilden.

Hier sieht man die Gefahr der neuen mechanisch-morphologischen Betrachtungsweise. Eine ganz zufällige Unregelmässigkeit bei der Verteilung der Chromosomen an die beiden Pole wird eine *bestehende* Veränderung (erbliche Variabilität). Der sensible Komplex, den man Erblichkeitssubstanz nennt, wird dadurch nicht beschädigt, dass natürliche Teile verloren gehen oder beschädigt werden. Das ist ja alles so ungereimt, dass man es nicht behaupten will, falls es so grobe Apparate wie gewöhnliche Maschinen gilt. Es hilft nicht, dass man sagt, die Fälle seien sehr selten, wo dieser Prozess wirklich realisiert wird. Denn die Seltenheit kann ja nicht die Unwahrscheinlichkeit vermindern, und es ist wohl ebenso unwahrscheinlich, dass eine zufällige Unregelmässigkeit bei der Zellteilung eine bestehende Veränderung verursachen kann als dass eine andere Verstümmelung diesen Effekt haben könnte. Zwar kann man einwenden, dass zwischen den beiden Erscheinungen ein grosser Unterschied vorhanden sei, indem die eine Verletzung die Erblichkeitssubstanz, die andere das Soma betrifft. Dass der Eingriff im ersten Falle schädlicher sein muss, kann man zugeben, kaum aber dass er effektvoller sein kann. Denn Mäuseschwanz oder Chromosom

weggenommen, die Vermutung, dass hierdurch eine bestehende erbliche Veränderung realisiert werden könnte, ist in den beiden Fällen ebenso unwahrscheinlich.

Nun kennt man zwar von den Erblichkeitsversuchen der letzten Jahre mehrere Formen, die mit abweichender Chromosomenzahl aus ihrer Mutterart oder sogar Mutterlinie entstanden sind. So hat man z. B. bei *Oenothera Lamarckiana* eine grosse Gruppe mit 15 diploiden Chromosomen statt 14. Man spricht von dieser Erscheinung sowie von ähnlichen bei anderen Pflanzen- und Tierarten, als ob es selbstverständlich wäre, dass die Chromosomenveränderung die Variabilität verursache. Ebenso wie die übrigen abweichenden Formen, welche *keine* Veränderung der Chromosomenzahl zeigen, sind diese »trisomen» Formen Habitusänderungen, und ebenso wie die ersteren gehen einige in grösserem, andere in niedrigerem Prozentsatz hervor. Das Fehlgehen der Chromosomen muss also ein sehr regelmässiger Prozess sein. Es ist deshalb wahrscheinlich, dass die »trisomen» Formen derselben Ursache ihr Entstehen verdanken wie die in bezug auf die Chromosomenzahl nicht veränderten Varianten, nämlich einer genotypischen Veränderung, einer faktoriellen Differenz. Die Veränderung der Chromosomenzahl ist also *nicht Ursache, sondern Wirkung.* Sie ist eine innere morphologische Variabilität, die gleichzeitig mit der äusseren stattfindet und die nur einen pleiotropen Effekt desselben Genes wie diese bezeichnet.

Dass diese Betrachtungsweise die richtige ist, zeigt auch die Nachkommenschaft dieser »trisomen» Formen. Bei der Reduktionsteilung erhalten die Gameten 8 oder 7 Chromosomen. Man sollte deshalb in der Nachkommenschaft Formen mit 14, 15 oder 16 Chromosomen erwarten. Man erhält nur Formen mit 14 und 15. Weshalb? Die Erklärung liegt von genotypischem Gesichtspunkte auf der Hand: Nur Formen mit 14 und 15 Chromosomen sind genotypisch bedingt, also entwicklungsfähig. Zygoten mit 16 Chromosomen sind sekundäre Teilungsabnormitäten, nicht entwicklungsfähig. Es ist deshalb wahrscheinlich, dass Gameten, die zufällig durch eine gestörte Teilung eine abweichende Chromosomenzahl zeigen, keine bestehende Variabilität verursachen können.

In der zytologischen Literatur sieht man sehr gewöhnlich Angaben über Zellen mit einer veränderten Chromosomenzahl, mit denen man eine konstatierte Variabilität motivieren will. Wenn man nun z. B. bei *Oenothera Lamarckiana* Zellen findet, die 15 statt 14 Chromosomen haben, so kann man aber niemals der Nachkommenschaft dieser Zellen

folgen, man kann also niemals eine Beweiskette binden, wie bei der faktoriellen Analyse, sondern die rein subjektive Schätzung ist allein entscheidend. Um die Ansicht zu beweisen, dass eine reine Veränderung der Chromosomenzahl varietätenbildend ist, muss man experimentell vorgehen, also Chromosomen aus den Gameten eliminieren und dann zeigen, dass ein verändertes Individuum und eine veränderte Deszendenz die Folge wird. Falls dies möglich wäre, würde man wahrscheinlich ähnliche Erfahrungen wie bei den Verstümmelungsversuchen machen. WEISMANN berichtet, dass auf der Naturforscherversammelung vom Jahre 1887 zu Wiesbaden Kätzchen mit Stummelschwänzen vorgezeigt wurden, welche diese Eigentümlichkeit von ihrer Mutter geerbt haben sollten, welcher der Schwanz angeblich abgefahren worden war. Diese Behauptung wurde nie bewiesen, und WEISMANN meint deshalb, dass die Mutter einer schwanzlosen Rasse angehörte, wie solche auf der Insel Man und in Japan vorkommen. Scheinbar ist also die in die Richtung einer Verstümmelung gehende Veränderung von jener verursacht. Aber nur die Lücke der Beweisführung verschleiert das wahre Verhältnis und ermöglicht das Aufrechthalten einer irrigen Meinung über Ursache und Wirkung.

Die morphologische Betrachtungsweise der Variabilität und Vererbung ist wohl von der MORGANschen Schule am weitesten getrieben. Denn hier lässt man ein Zerbrechen der homologen Chromosomen in einem gewissen Prozentsatz die Ursache der Koppelung gewisser Eigenschaften sein. Diese Erklärung ist schon so fester Glaubenssatz geworden, dass man sie als selbstverständliche Tatsache betrachtet, ohne zu bedenken, dass die Erklärung nur morphologisch eine konsequente Weiterentwicklung der Chromosomentheorie ist. Denn die Auffassung, dass die regelrechte Mendelspaltung durch die Chromosomenverteilung verursacht sei, basiert einfach und klar auf dem Zufall, dass aber die Chromosomenstücke *in einem gewissen Prozentsatz* ausgetauscht werden, beruht auf — ja was? Die Ursache des postulierten morphologischen Prozesses erkennt man nicht; hier versagt also die zytologische Erklärung der Koppelung.

Die Verhältniszahl des Überkreuzens wird deshalb schlechtweg nur als Prozentzahl ermittelt, die Kreuzungen werden also als quantitative Analysen behandelt. Von diesem Gesichtspunkte werden die Gene lokalisiert und Chromosomenkarten konstruiert, sodass wir eine rein morphologische Topographie der Zelle und der Chromosomen erhalten. Das Endziel der Forschung ist sogar ein morphologisches geworden.

Die zytologisch-morphologische Betrachtungsweise ist hiermit so weit gediehen, dass sie die Forderungen der Exaktheit der analytischen Methode aufgegeben hat. BATESON und PUNNETT versuchten ja einmal, das mendelsche Gesetz der konstanten Proportionen mit einem Gesetz der multiplen Proportionen zu erweitern, wodurch die Koppelungszahlen verständlich gemacht werden könnten. Dieser Gedanke war gewiss nicht nur konsequent mendelistisch-analytisch, sondern auch gar zu fruchtbar, um so früh verlassen zu werden, wie es bei dem Aufwachsen des Morganismus geschah. Denn von diesem Gesichtspunkte war es fortwährend möglich, die Kontrolle des Experiments durch theoretisch erwartet und experimentell gefunden durchzuführen, was eine exakte Wissenschaft fordert. Bei dem Morganexperiment hat man diese Forderung nicht; die experimentell gefundene Zahl reicht aus. En Verifizieren durch die Berechnung des mittleren Fehlers ist ja auch ausgeschlossen, weil man nicht weiss, was man verifizieren soll.

Nun wendet man natürlich ein, dass bei *Drosophila* ein riesengrosses Material vorliegt, welches zeigt, dass keine multiplen Koppelungsverhältnisse vorliegen, sodass daran nicht gezweifelt werden kann. Es scheint mir aber, als ob die Lebensfähigkeit der untersuchten Formen in vielen Fällen so gering sei, dass man hierdurch vielleicht grosse Abweichungen von einem erwarteten Zahlenverhältnis erhalten kann. Bei anderen Organismen, speziell Pflanzenarten, sind ja multiple Zahlen konstatiert worden. So liegen die Koppelungszahlen bei *Lathyrus* sowohl nach älteren wie neueren Untersuchungen (PUNNETT) fast ausschliesslich bei einem Überkreuzungswert von 1, 6, 12 und 25 %, d. h. sie repräsentieren die multiplen Zahlen 1 : 63 : 63 : 1, 1 : 15 : 15 : 1, 1 : 7 : 7 : 1 und 1 : 3 : 3: 1. Bei *Oenothera* habe ich eine ähnliche Serie multipler Zahlen konstatieren können, und die Beispiele könnten leicht aus der Literatur vervielfältigt werden.

Es ist ja möglich, dass die Erklärung, welche BATESON und PUNNETT dieser Erscheinung gegeben haben, nämlich dass gewisse Zellen schneller redupliziert werden als andere, nicht richtig ist, aber das kann ja nicht die Wichtigkeit der experimentellen Klärung der Frage vermindern. Vielleicht sind die Prozesse der faktoriellen Distribution mehr von dem Chemismus der Zelle als von der Zellteilung oder jeder Chromosomenmorphologie abhängig.

Diese Betrachtungen sind von grossen Teilen der neuesten Literatur der Vererbungswissenschaft veranlasst, die von billigen und unwahrscheinlichen zytologischen Erklärungsversuchen und Spekulatio-

nen über Variabilität und Spaltung überfluten. Genetik ist Zytologie und Zytologie ist Karyosophie geworden. Es scheint mir deshalb, als ob wir uns bedenklich von den Pfaden entfernt hätten, die MENDEL, JOHANNSEN und BATESON für eine exakte Biologie gebahnt haben.

ZITIERTE LITERATUR.

1. BATESON, W. 1913. Problems of Genetics. Oxford Univ. Press.
2. — and PUNNETT, R. C. 1911. On Gametic Series Involving Reduplication of Certain Terms. — Journal of Genetics 1.
3. BAUR, E. 1911. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin, Gebrüder Borntræger.
4. BOVERI, TH. 1904. Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena, Gustav Fischer.
5. GATES, R. R. 1907. Hybridization and Germ Cells of *Oenothera* Mutants. — Bot. Gazette 44.
6. HERIBERT-NILSSON, N. 1924. Multiple monofaktorielle Reduplikation bei *Oenothera fallax*. — Hereditas 5.
7. JOHANNSEN, W. 1903. Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien. Jena, Gustav Fischer.
8. — 1909. Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Jena, Gustav Fischer.
9. MENDEL, G. 1866. Versuche über Pflanzen-Hybriden. — Verh. d. naturforsch. Vereins in Brünn 4.
10. MORGAN, T. H., STURTEVANT, A. H., MULLER, H. J., and BRIDGES, C. B. 1915. The Mechanism of Mendelian Heredity. New York.
11. PUNNETT, R. C. 1923. Linkage in the Sweet Pea (*Lathyrus odoratus*). — Journal of Genetics 8.
12. SUTTON, W. S. 1903. The Chromosomes in Heredity. — Biol. Bull. 4.
13. WEISMANN, A. 1904. Vorträge über Deszendenztheorie. Jena, Gustav Fischer.

ÜBER FREIWILLIGES SELBSTBESTÄUBEN BEI BETA

VON *CARL HALLQVIST*
WEIBULLSHOLM, LANDSKRONA

BETREFFS der Befruchtungsverhältnisse bei *Beta* herrscht noch viel Unklarheit und die Meinungen verschiedener Autoren gehen oft beträchtlich auseinander. Dies beruht vor allem auf dem Mangel oder der Unzuverlässlichkeit der experimentellen Tatsachen. Um eine der Streitfragen zu klären und auch gleichzeitig eine praktisch-züchterische Methode zu erproben, habe ich seit einigen Jahren eine Reihe von Versuchen vorgenommen. Ihre bisherigen Resultate werden hier vorläufig mitgeteilt, weil ein anderer Autor (SUNDELIN 1926) einige Versuche veröffentlicht hat, die den meinigen zum Teil nahe kommen.

Bei der Bearbeitung von Kreuzungsmaterial zwischen verschiedenen Rübensorten machte ich einige Beobachtungen, die auf ungleiche Grade von Selbstbestäubung bei verschiedenen Individuen zu deuten schienen. Im Jahre 1920 wurden zwecks Kreuzung verschiedenfarbige *Beta*rüben nebeneinander gepflanzt. In *einer* Serie wurden Reihen von weissen Zuckerrüben alternierend mit gelben Barresrüben und in einer *anderen* Barres und hellrote Halbzuckerrübe gepflanzt. Siehe Skizze unten. Der Abstand zwischen den Reihen war 70 cm und zwischen den Pflanzen in den Reihen 50 cm.

x o x o x o x o x o x o x   x = Zuckerrübe bzw. Halbzuckerrübe.
x o x o x o x o x o x o x
x o x o x o x o x o x o x
x o x o x o x o x o x o x   o = Barres.

Die beiden Serien lagen weit voneinander entfernt. Die einzelnen Pflanzen wurden separat geerntet, gedroschen und nächstes Jahr ausgesäet. Nach den Feststellungen von KAJANUS (1911 und 1917) die betreffs der Kreuzung Barres × Zuckerrübe später von LINDHARD und IVERSEN (1920) u. a. bestätigt worden sind, ist F_1 der Kreuzung Barres × hellrote Halbzuckerrübe tiefrot und Barres × Zuckerrübe entweder gelb oder rot. Es ist demnach in oben genanntem Versuch folgendes Resultat zu erwarten:

A: In der Serie Barres × hellrote Halbzuckerrübe

1. Barrespflanzen müssen teils tiefrote Bastarden, teils reine Barres nach Bestäubung von anderen Barrespflanzen und Selbstbestäubung geben.
2. Hellrote Halbzuckerrubenpflanzen geben in entsprechender Weise teils tiefrote, teils hellrote Rüben.

B: In der Serie Barres × Zuckerrübe

1. Nach Barrespflanzen teils rote und gelbe Bastarden, teils reine Barres.
2. Nach Zuckerruben teils rote und gelbe Bastarden, teils weisse Zuckerrüben.

Wie aus den Tabellen 1 bis 3 hervorgeht, ist so auch geschehen. In der Barres-Halbzuckerrubenserie ist die durchschnittliche Bastardfrequenz bei den Barresruben 47,3 % und bei den Halbzuckerrüben 55,0 %. In der Barres-Zuckerrubenserie wurde fur Zuckerruben eine durchschnittliche Bastardfrequenz von 61,1 % gefunden. Die Nachkommen der Barresruben dieser Serie wurden nicht gezählt, da es auf Schwierigkeiten stosst reine gelbe Barres von gelben Bastarden zu unterscheiden Der Totaldurchschnitt der Bastardfrequenz betragt also 54,5 % (aus 47,3 + 55,0 + 61,1 %).

Welche Schlusse können aus diesen Zahlen gezogen werden?

Es frägt sich in erster Linie, sind die Unterschiede zwischen den Durchschnittszahlen der drei Gruppen von ausschlaggebender Bedeutung? Das heisst, hat die Kombination Barres — Zuckerrube grössere Neigung zur Bastardierung als Barres — Halbzuckerrube? Oder kann der Barrespollen die Halbzuckerrube leichter befruchten als umgekehrt? Meiner Meinung nach sind die mitgeteilten Zahlen nicht genügend um zu solchen Schlussen zu berechtigen, weshalb ich von diesen ubrigens interessanten Fragen absehe.

Die Gesamtdurchschnittszahl der Bastardfrequenz ist, wie schon erwähnt, 54,5 %. Bei etwas mehr als der Hälfte der Befruchtungen ist also Pollen der fremden Sorte beteiligt gewesen, während in etwas weniger als der Hälfte der Fälle Selbstbefruchtung oder Befruchtung mit Pollen anderer Individuen derselben Sorte stattgefunden hat.

Diese Tatsache veranlasst in bezug auf den Anteil der Selbst- und Fremdbefruchtung folgende Erwägung. Unter der Voraussetzung dass Fremdbefruchtung *zwischen* den Sorten nicht vor solcher *binnen* der Sorte bevorzugt wird, musste die Wahrscheinlichkeit für beide gleich sein, weil etwa gleiche Anzahlen Ruben beider Sorten gepflanzt wurden. Etwaige Selbstbefruchtung musste dann in verringerter Bastard-

frequenz zum Ausdruck kommen. Wie schon erwähnt ist diese aber etwa 50 % und bei obiger Voraussetzung würde dies stark gegen das Vorkommen von Selbstbefruchtung sprechen.

TABELLE 1. *Nachkommen von gelben Barrespflanzen, die zusammen mit hellroten Halbzuckerrüben abgeblüht sind.*

Feld-N:r	Gelb	Tiefrot	% Bast.	Feld-N:r	Gelb	Tiefrot	% Bast.	Feld-N:r	Gelb	Tiefrot	% Bast.
1403	338	47	12,2	1388	301	199	39,8	1389	274	348	56,0
1393	674	124	15,5	1110	99	66	40,0	1113	55	77	58,3
1402	473	142	23,1	1392	263	215	45,0	1399	303	436	59,0
1409	414	144	25,8	1407	257	232	47,4	1387	277	402	59,8
1115	106	37	25,9	1405	282	257	47,7	1406	230	352	60,5
1390	438	174	28,4	1400	241	242	50,0	1396	195	312	61,5
1397	304	144	32,1	1410	332	374	53,0	1116	62	107	63,3
1117	109	55	33,5	1408	245	278	53,2	1391	102	179	63,7
1118	104	58	35,8	1119	71	82	53,6	1112	56	104	65,0
1416	354	208	37,0	1114	74	86	53,8	1394	188	412	68,7
1404	147	89	37,7	1398	261	310	54,3	1386	175	447	71,9
1401	347	222	39,0	1395	196	237	54,7	1111	40	124	75,6

Durchschnittlich 47,3 % Bastarde.

TABELLE 2. *Nachkommen von hellroten Halbzuckerrüben, die zusammen mit gelben Barrespflanzen abgeblüht sind.*

Feld-N:r	Hell-rot	Tiefrot	% Bast.	Feld-N:r	Hell-rot	Tiefrot	% Bast.	Feld-N:r	Hell-rot	Tiefrot	% Bast.
1415	345	185	34,9	1427	340	349	50,6	1122	53	96	63,2
1419	453	298	39,7	1422	460	537	53,9	1424	61	125	67,2
1421	477	340	41,6	1426	561	657	53,9	1418	208	430	67,4
1411	377	275	42,2	1121	73	93	56,0	1417	237	350	67,7
1412	295	265	47,3	1414	143	188	56,8	1423	235	519	68,8
1425	314	297	48,6	1413	279	405	59,2	1120	46	120	72,3
1420	394	374	48,7	1428	180	261	59,2	—	—	—	—

Durchschnittlich 55,0 % Bastarde.

Wenden wir uns aber den einzelnen Individuen zu, so ist es auffallend, wie stark die Bastardfrequenz variiert. Es kommen Individuen vor, die nur 12,2 %, aber auch solche die bis 84,0 % Bastarden gegeben haben. Es scheint wenig wahrscheinlich, dass diese starke Variation nur von Zufälligkeiten abhängen soll. Sie ist eher so zu deuten, dass

einige Individuen mehr zur Fremdbefruchtung mit sortenfremden Pollen neigen, während andere sorteneigenen bevorzugen, ja vielleicht sich sogar mit eigenem Pollen bestäuben.

Eine Beurteilung der Resultate bei den verschiedenen Individuen macht es also wahrscheinlich, dass trotzdem eine gewisse Selbstbestäubung stattgefunden haben kann. Diese Annahme muss aber erst näher geprüft werden, weil Selbstung und Fremdbestäubung *binnen* der Sorte dasselbe phänotypische Resultat ergeben. Um den Grad des freiwilligen Selbstbestäubens exakt zu bestimmen müssen die zu prüfenden rezessiv gefärbten Pflanzen vereinzelt unter einer grösseren Anzahl dominant gefärbter Rüben gepflanzt werden. Um die in mehreren Hinsichten wichtige Frage zu entscheiden, habe ich auch eine spezielle Versuchsserie begonnen, und zwar in folgender Weise.

TABELLE 3. *Nachkommen von weissen Zuckerrüben, die zusammen mit gelben Barrespflanzen abgeblüht sind.*

Feld-N:r	Weiss	Gelb	Rot	% Bast.	Feld-N:r	Weiss	Gelb	Rot	% Bast.
1377	531	213	—	28,6	1368	395	—	724	64,7
1383	527	244	—	31,6	1372	215	206	203	65,6
1370	286	120	94	42,8	1362	276	10	540	66,6
1379	381	139	152	43,3	1356	132	276	—	67,6
1367	367	307	—	45,6	1363	194	193	215	67,8
1366	313	—	358	46,4	1353	198	202	217	67,9
1378	160	—	154	49,0	1359	200	2	420	67,9
1360	326	164	184	51,6	1380	223	206	281	68,6
1373	400	—	431	51,8	1357	33	5	73	70,3
1382	219	126	138	54,6	1354	118	78	86	70,5
1365	213	301	—	58,6	1381	146	360	—	71,1
1364	401	288	324	60,4	1361	163	—	410	71,5
1369	203	164	148	60,6	1358	57	71	79	72,5
1385	134	—	207	60,7	1375	299	396	502	75,0
1355	106	85	88	62,0	1125	35	108	—	75,5
1374	387	—	471	62,1	1126	38	54	70	76,5
1376	119	—	196	62,2	1371	64	164	171	84,0
1384	313	254	271	62,6	—	—	—	—	—

Durchschnittlich 61,1 % Bastarde.

In grösseren Samenfeldern von roten *Beta*-Rüben werden einzelne gelbe Rüben in Abständen von 25 Meter ausgepflanzt, sodass eine Bestäubung zwischen denselben als ausgeschlossen angesehen werden muss. Die Samen dieser Pflanzen werden separat ausgesäet, und der

Grad der freiwilligen Selbstbestäubung der verschiedenen Pflanzen kann dann durch die Frequenz von gelben Rüben festgestellt werden. Die Parzellen werden nicht wie beim gewöhnlichen Rübenbau verzogen und gelockert, was von Bedeutung ist, weil — wie SUNDELIN gezeigt hat — die Bastardpflanzen kräftiger sind und daher beim Verziehen selektiv begünstigt werden. Bei allen Pflanzen, auch bei den allerkleinsten, dessen Wurzeln nicht angeschwollen sind, wird die Farbe bestimmt.

TABELLE 4. *Nachkommenschaften von 17 im Jahre 1922 unter roten Rüben gebauten gelben Pflanzen.*

Feld-N:r	Rote Rüben	Gelbe Rüben	% Selbst-befr.	Feld-N:r	Rote Rüben	Gelbe Rüben	% Selbst-befr.	Feld-N:r	Rote Rüben	Gelbe Rüben	% Selbst-befr.
1328	1111	8	0,7	1337	958	20	2,0	1326	445	15	3,3
1333	2748	22	0,8	1327	218	5	2,2	1338	676	32	4,5
1340	2126	17	0,8	1321	231	6	2,5	1336	836	58	6,5
1329	1607	15	0,9	1323	138	4	2,8	1335	124	22	15,1
1332	102	1	1,0	1334	737	23	3,0	1330	335	113	26,4
1341	2895	31	1,1	1331	246	8	3,1	S:e	15533	400	5,9

Solche Versuche habe ich bis jetzt zweijährig ausgeführt und das Resultat ist in den Tabellen 4 und 5 mitgeteilt. In allem sind 130 Pflanzen geprüft worden. Es wurde dabei eine durchschnittliche freiwillige Selbstbestäubung von 1,6 % gefunden.

Zweck der Versuche war aber nicht, nur die Durchschnittszahl des freiwilligen Selbstbestäubens zu bestimmen, sondern vor allem zu prüfen inwieweit grössere individuelle Differenzen in dieser Hinsicht vorkommen, worauf die Resultate der Vorversuche hinzudeuten schienen. In der Tat haben die Nachkommenschaften der einzelnen Individuen von 0 bis 26,4 % rezessiv gefärbte Rüben gezeigt. Der Grad des freiwilligen Selbstbestäubens kann also individuell recht beträchtlich schwanken. Ist diese Variation aber nur von zufälliger Art, oder gibt es auch erbliche Linien, die mehr zum Selbstbestäuben neigen als andere? Um dies zu entscheiden habe ich Nachkommen der verschiedenen Individuen aufbewahrt und mit diesen sollen die Versuche in möglichst grossem Umfange fortgesetzt werden. Vorläufig erscheint es jedoch am wahrscheinlichsten, dass in der in Frage stehenden Hinsicht wirklich Liniendifferenzen vorkommen.

Als Resultat der Versuche wurde demnach in erster Linie eine Durchschnittsfrequenz von 1,6 % für freiwilliges Selbstbestäuben gefun-

TABELLE 5. *Nachkommenschaften von 113 im Jahre 1925 unter roten Rüben gebauten gelben Pflanzen.*

Feld-N:r 1926	Rote Rüben	Gelbe Rüben	% Selbstbefr.	Feld-N:r 1926	Rote Rüben	Gelbe Rüben	% Selbstbefr.	Feld-N:r 1926	Rote Rüben	Gelbe Rüben	% Selbstbefr.
132	193	0	0,0	122	793	5	0,6	187	1140	11	1,0
148	327	0	0,0	144	348	2	0,6	188	877	0	1,0
153	224	0	0,0	165	977	6	0,6	190	609	6	1,0
168	268	0	0,0	178	1130	7	0,6	200	1495	15	1,0
221	152	0	0,0	194	965	6	0,6	232	576	6	1,0
138	1077	1	0,1	198	1062	6	0,6	135	613	7	1,1
202	1195	1	0,1	199	1221	7	0,6	145	842	9	1,1
123	650	1	0,2	201	634	4	0,6	152	733	8	1,1
127	889	2	0,2	220	943	6	0,6	170	805	9	1,1
140	600	1	0,2	141	1769	13	0,7	217	925	10	1,1
151	616	1	0,2	149	815	6	0,7	231	1783	19	1,1
206	1245	3	0,2	157	420	3	0,7	233	1662	19	1,1
226	1709	4	0,2	173	896	6	0,7	154	486	6	1,2
163	1171	3	0,3	195	1057	7	0,7	156	426	5	1,2
184	944	3	0,3	204	1215	8	0,7	164	738	9	1,2
219	679	2	0,3	205	1067	7	0,7	167	733	9	1,2
235	758	2	0,3	212	744	5	0,7	133	450	6	1,3
125	1200	5	0,4	216	783	5	0,7	166	700	9	1,3
128	782	3	0,4	225	1046	7	0,7	161	510	7	1,4
131	1289	5	0,4	130	943	8	0,8	223	925	13	1,4
175	479	2	0,4	182	899	7	0,8	215	204	3	1,5
177	1646	6	0,4	186	969	8	0,8	234	1709	25	1,5
181	986	4	0,4	189	636	5	0,8	185	1520	24	1,6
183	1138	5	0,4	230	1244	10	0,8	191	581	10	1,7
208	967	4	0,4	126	996	9	0,9	169	731	13	1,8
210	1436	6	0,4	136	1151	10	0,9	159	578	12	2,0
214	1357	5	0,4	142	654	6	0,9	124	913	20	2,1
224	1114	4	0,4	179	1273	11	0,9	134	368	10	2,6
121	823	4	0,5	213	1107	10	0,9	203	803	22	2,6
139	580	3	0,5	228	1481	13	0,9	207	1195	32	2,6
147	568	3	0,5	229	450	4	0,9	193	627	19	2,9
172	384	2	0,5	129	1050	10	1,0	174	709	22	3,0
192	1209	6	0,5	146	529	5	1,0	227	951	39	3,9
196	667	3	0,5	155	1433	14	1,0	137	1014	47	4,4
197	1462	7	0,5	158	485	5	1,0	150	801	43	5,1
209	1965	9	0,5	160	728	7	1,0	143	293	25	7,9
211	1865	8	0,5	171	625	6	1,0	176	735	111	13,1
222	2723	12	0,5	180	1339	13	1,0	S:e	103974	1076	1,1

den, was wegen der ziemlich grossen Anzahl untersuchter Individuen für *Beta* im allgemeinen gültig sein dürfte. Die Selbstbestäubung

würde dann bei *Beta* durchschnittlich eine sehr bescheidene Rolle spielen. Dafür spricht auch das Resultat der oben erwähnten Vorversuche. Diese Schlussfolgerung wird nicht dadurch beeinträchtigt, dass einige Individuen und eventuell auch Linien sich etwas mehr selbstbestäuben als die Hauptmasse. Letzteres lässt sich nämlich auch aus meinen Versuchen entnehmen.

Es scheint mir daher, dass HJALMAR NILSSON die Frequenz des freien Selbstbefruchtens überschätzt hat, da er sagt, dass diese »ziemlich gross sein muss» (HJALMAR NILSSON 1922, Seite 251). Ich kann auf Grund der gefundenen Resultate auch nicht SUNDELIN (1926) beistimmen, wenn er bezweifelt, dass *Beta* zu den typisch allogamen Pflanzen zu rechnen sei. Beide Autoren basieren ihre Auffassung auf der Vermutung, dass in *Beta* selbstbestäubende Linien vorkommen und zwar nicht allzu selten. Zu dieser Vermutung ist HJALMAR NILSSON auf Grund Beobachtungen über ungleiche Ausgeglichenheit verschiedener Individuen-Nachkommenschaften gekommen und SUNDELIN hat Bestäubungsversuche ausgeführt die in ihrer Durchführung meinen hier geschilderten Vorversuchen ähnlich sind. Auf keinem dieser beiden Wege kann man aber zu einer exakten Auffassung über die Häufigkeit der freien Selbstbestäubung kommen. Trotzdem dass meine eigenen Versuche zu derselben Vermutung führen, dass es Linien gibt die sich in gewissem Grade selbstbestäuben, so kommt dies hier doch nicht so häufig vor und auch ist der Grad des Selbstbestäubens nicht so stark, dass man *Betas* Charakter als typischen Fremdbefruchter in Frage stellen kann.

Die Versuche SUNDELIN's wurden zur Beleuchtung anderer Fragen vorgenommen, vor allem in bezug auf den Vizinismus zwischen Rübenbeständen; sie haben auch in dieser und anderen Hinsichten wichtige Resultate gegeben.

Betreffs der Bedeutung, die stärker selbstbestäubende Linien für die Veredelung von *Beta* haben können, kann ich aber den erwähnten Autoren auf das Lebhafteste beistimmen. Wenn solche Linien auch selten sind, so ist es doch wichtig sie herauszusuchen, weil dadurch die Effektivität der Züchtungsarbeit bedeutend erhöht werden kann.

Vielleicht lässt sich auch durch fortgesetzte Auslese der Grad des Selbstbestäubens erhöhen.

Beim Aufsuchen von selbstbestäubenden Linien kann die von mir verwendete Methode gute Dienste leisten. Sie kann aber — wenn nur mässige Selbstbestäubung erreichbar ist — auch als ein sehr bequemes

und effektives Isolierungsverfahren benützt werden, aber mit der Einschränkung dass man nur mit rezessiv gefärbten Typen arbeiten kann.

ZITIERTE LITERATUR.

1. KAJANUS, B. 1911. Genetische Studien an *Beta*. Zschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl. Bd. VI.
2. — 1917. Über die Farbenvariation der *Beta*-Rüben. Zschr. f. Pflanzenz. Bd. 5
3. LINDHARD, E. und IVERSEN, K. 1920. Vererbung von roten und gelben Farbenmerkmalen bei *Beta*-Rüben. Zschr. f. Pflanzenz. Bd. 7.
4. NILSSON, HJ. 1922—23. Praktisk betförädling enligt nya linjer på Svalöf. Sv. Utsädesför. Tidskrift.
5. SUNDELIN, G. 1926. Bidrag till blombiologien hos släktet *Beta* Sv. Utsädesfor Tidskrift.